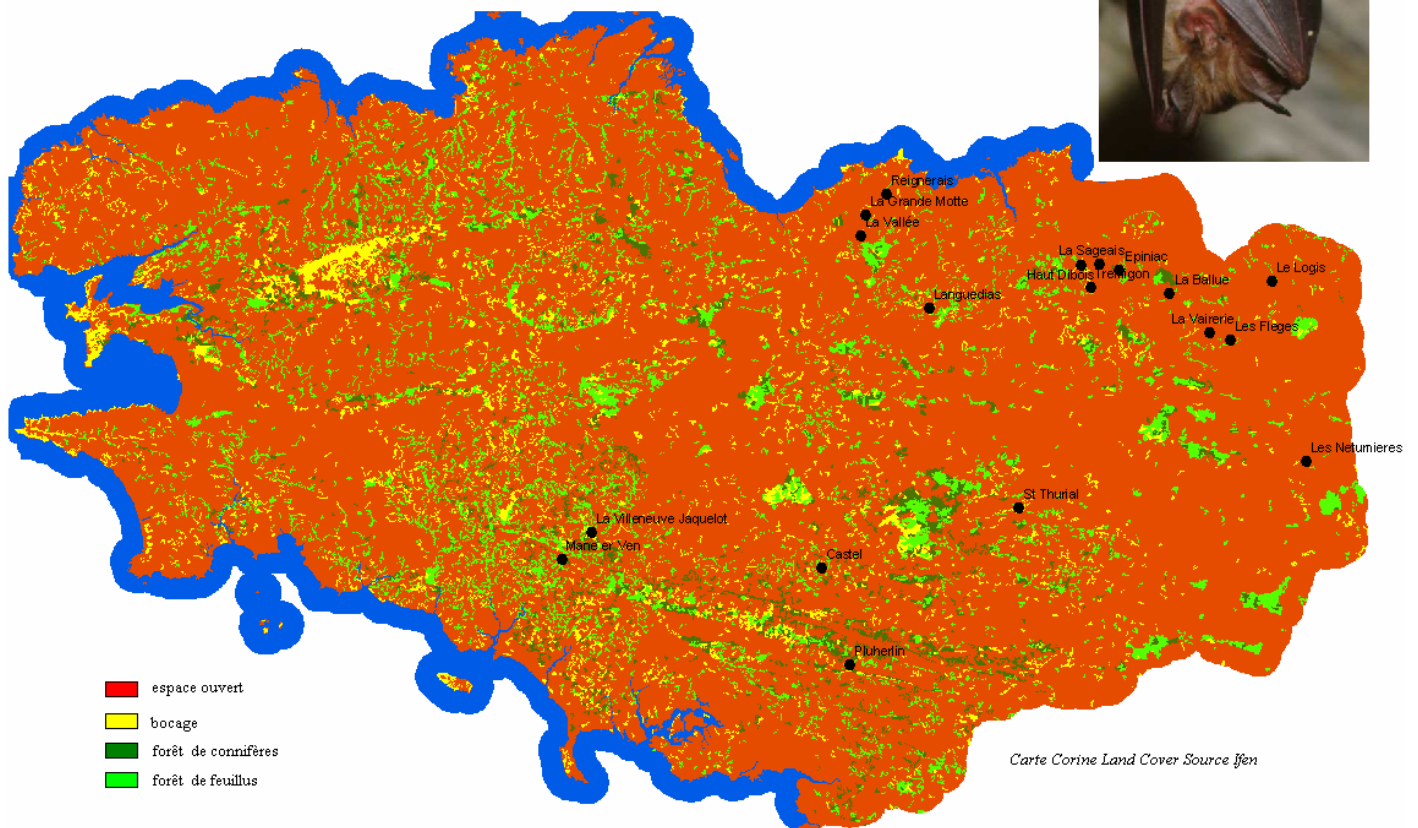
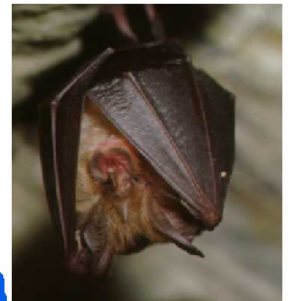


Université de Rennes 1
Ecole Doctorale Vie-Agro-Santé (V.A.S.)
Master 2 Recherche – Ethologie – Ecologie - Evolution

Mémoire de Recherche
15 Juin 2006

PRISE EN COMPTE DE L'HABITAT DANS L'ANALYSE DE LA STRUCTURE
GENETIQUE DES COLONIES DE PETIT RHINOLOPHE EN BRETAGNE
(*RHINOLOPHUS HIPPOSIDEROS*)

<http://www.carm.es/cma/dgmu/natural/pspecie/fauna/interes/hhipupo.htm>



Alexandra RODRIGUEZ

UMR CNRS 6552 Ethologie-Evolution-Ecologie
Equipe Dynamique sociale et dispersion des gènes
Responsable : Eric Petit

Remerciements

Je tiens à remercier tout d'abord Eric Petit pour m'avoir guidée dans la réflexion scientifique et orientée au cours de ce stage. Merci également à Nelly Ménard et à Laetitia David pour leurs conseils sur le géotypage et pour m'avoir initiée à l'utilisation de Genescan. Merci à Yan Rantier à Sylvain Gatti, à Emilie Ossedat et à Glenn Dubois pour leurs explications concernant l'utilisation d'Arc View. Je voudrais également remercier Pierre Delporte pour l'initiation à l'utilisation du GPS et de Carto Explorer ainsi qu'Olivier Farcy et Pierre Yves Pasco de l'Association Bretagne Vivante pour le temps et l'aide qu'ils m'ont fourni dans le géoréférencement des colonies. Merci à Bruno Scala de m'avoir initiée au protocole d'extraction et à Dominique Vallet pour toutes ses explications concernant l'utilisation du matériel et le fonctionnement du laboratoire. Merci également à Stéphane Dréano du Département Gènes et Développement de l'Université de Médecine à Villejean et à Solène Coedel de la Plateforme Géotypage Ouest-Génopole de l'Inra au Rheu pour le passage des plaques dans les séquenceurs et pour m'initier à l'utilisation du logiciel Genemapper. Merci à Laurent Mizrahi pour son soutien inconditionnel et tous ses conseils sur les statistiques. Merci à Léon Mba pour son accueil chaleureux à la station et son écoute. Un grand merci à Hélène et à Laetitia pour leur soutien, leur générosité et pour me faciliter la vie avec mes tableaux de données en me faisant découvrir tous les petits secrets de Word Excel et Power Point. Merci à tous ceux qui à de multiples reprises ont rendu possibles mes déplacements entre la Station, Paimpont, Rennes et le Rheu. Merci à tout le personnel des UMR 6552 et 6553 et en particulier aux stagiaires et thésards de la station qui ont contribué à la convivialité de ce lieu de vie et de travail.

Le projet, faisant partie du Contrat Nature « Petit rhinolophe », a été financé par la région Bretagne ainsi que par les départements des Côtes d'Armor, de l'Ile et Vilaine et du Morbihan.

Sommaire

Introduction.....	1
I. Matériel et méthodes.....	3
1.1. Le Petit rhinolophe.....	3
1.2. Les échantillons.....	6
1.3. Extraction de l'ADN.....	6
1.4. Génotypage des échantillons.....	7
1.5. Analyse des données génétiques.....	8
1.6. Analyse de l'impact de la structure du paysage sur la structure génétique par une méthode « a priori ».....	8
1.7. Analyse de l'impact de la structure du paysage sur la structure génétique par une méthode « a posteriori ».....	11
II. Résultats.....	12
2.1. Echantillonnage.....	12
2.2. Diversité et distances génétiques.....	12
2.3. Résultats de l'approche « a priori ».....	16
2.4. Résultats de l'approche « a posteriori ».....	18
III. Discussion.....	20
3.1. Importance de l'isolement par la distance chez le Petit rhinolophe.....	20
3.2. Rôle du paysage dans la dispersion du Petit rhinolophe.....	21
3.3. Perspectives.....	23
Bibliographie.....	26
Annexe 1.....	30
Annexe 2.....	31

Introduction

Depuis la convention de Rio, en 1992, qui a cherché à comprendre en quoi les pratiques humaines étaient ou n'étaient pas durables, l'écologie s'est intéressée de près à la biodiversité et à l'évolution de la richesse spécifique dans différentes régions de la planète (Burel et Baudry 1999). Les différents organismes de gestion de la faune et de la flore et en particulier des organismes tels que l'IUCN tentent de dresser des bilans sur l'état de la biodiversité et se focalisent sur les espèces dites vulnérables ou menacées d'extinction. Au cours des dernières décennies la biologie de la conservation s'est ainsi développée en réponse au constat de l'augmentation massive des extinctions d'espèces sous les pressions anthropiques exercées dans les différents écosystèmes de la planète. La compréhension des processus d'extinction, de leurs causes, de leur déroulement et de leurs conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes est devenue un défi aussi bien du point de vue de la biologie de la conservation que d'un point de vue fondamental.

Parmi les processus ayant un fort impact sur le déclin des espèces animales on peut souligner en particulier celui de la fragmentation des habitats (Fischer et Lindenmayer 2002). L'écologie du paysage s'intéresse depuis les années 1980 aux interactions étroites entre habitat et peuplements et à la manière dont la structure du premier joue sur les indices de diversité, sur la structure et sur la dynamique des populations (Burel et Baudry 1999). Plus récemment, et héritant de certains concepts et méthodes de l'écologie du paysage, une discipline nouvelle alliant cette dernière et la génétique des populations a commencé à voir le jour. Cette discipline hybride, la génétique du paysage, permet notamment de déterminer quels éléments du paysage participent à l'évolution génétique des populations par leur perméabilité ou leur difficulté à être franchis (Manel et al. 2003 ; Coulon et al. 2004 ; Funk et al. 2005).

De plus en plus d'études en génétique des populations se servent des nombreuses données sur l'occupation des sols et des outils SIG qui existent à présent et qui permettent tantôt de quantifier, tantôt de décrire ces éléments du paysage et de les intégrer à l'analyse des processus biologiques. Plusieurs types d'approches se développent aujourd'hui et leur combinaison permet d'avoir une vision de plus en plus claire des phénomènes microévolutifs. Un premier ensemble de méthodes dites « a priori » consiste à tester de manière directe l'éventuelle corrélation qui pourrait exister entre la distance génétique entre paires de populations et la structure de l'habitat. La structure de l'habitat est dans ces cas représentée par ce que l'on appelle une distance écologique qui est en réalité le coût ou la distance du chemin le moins coûteux existant entre les populations. Pour cela on tient compte des

difficultés qu'a l'animal à franchir chaque type de milieu. Dans ce type d'approche le coût de passage par chaque élément du paysage peut être déduit des connaissances dont on dispose sur l'espèce que ce soit sur ses aptitudes anatomiques, physiologiques ou comportementales (Keyghobadi et al. 2005 ; Poissant et al. 2005 ; Spear et al. 2005 ; Broquet et al. 2006a, 2006b ; Stevens et al. 2006).

Un deuxième type de démarche, dite « a posteriori », consiste en une première analyse des seules données génétiques sans tenir compte des données concernant la structure de l'habitat. Ce n'est que par la suite que l'on regarde si les éléments du paysage expliquent ce qui se déduit des analyses génétiques. Deux types de méthodes sont utilisables selon les données dont on dispose. Si l'on a à faire à des populations discrètes clairement définies dans l'espace on peut inférer les barrières génétiques entre groupes de populations à l'aide de l'algorithme de Monmonier qui permet de séparer les ensembles les plus divergents du point de vue génétique (Manni et al. 2004). Lorsqu'au contraire on a à faire à des individus dispersés sur une surface de manière continue et que l'on ne connaît pas l'étendue de chaque population on peut, à l'aide de méthodes Bayésiennes d'assignement et en pondérant la probabilité d'appartenance d'un individu à une population par ses coordonnées géographiques, interpoler les barrières génétiques par krigeage (Pritchard et al. 2000 ; Fallush et al. 2003 ; Guillot et al. 2004, 2005a, 2005b). Une fois que l'on a distingué les ensembles et les barrières par l'une de ces méthodes on regarde sur la carte si les barrières inférées correspondent à la présence d'éléments particuliers du paysage.

L'objectif de cette étude était d'appliquer aussi bien une méthode « a priori » qu'une méthode « a posteriori » dans l'analyse de l'influence du paysage sur la structure génétique de dix-huit colonies de Petit rhinolophe en Bretagne.

Un suivi détaillé au cours des vingt dernières années à l'échelle européenne a permis de mettre en évidence un déclin net de cette espèce qui est aujourd'hui classée comme vulnérable par l'IUCN. L'espèce ayant disparue d'Allemagne et de Belgique il semble important de comprendre la dynamique de ce déclin et en particulier les facteurs qui en sont responsables afin de mettre en place des projets de conservation pertinents.

A l'heure actuelle, il existe plusieurs hypothèses tentant d'expliquer le déclin du Petit rhinolophe (Bontadina et al. 2002). Parmi ces hypothèses on compte celle d'une fragilisation des populations liée à une fragmentation importante de son habitat majoritairement boisé, celle d'une diminution des ressources en insectes, tels que diptères, trichoptères et lépidoptères essentiels au régime insectivore du Petit rhinolophe, celle d'un effet toxique direct des insecticides utilisés dans le traitement des charpentes, ainsi que celle d'une

diminution des gîtes favorables par la destruction des anciens bâtiments de ferme (Cosson et al. 2003).

L'objectif de cette étude était de tester l'hypothèse de la fragmentation de l'habitat. Les différentes études menées sur le terrain convergent et montrent que le Petit rhinolophe emprunte systématiquement les linéaires boisés pour se rendre dans des bois de feuillus pendant la chasse. Ces données concernent donc les mouvements du Petit rhinolophe à petite échelle et le problème qui se pose est celui de savoir si la dispersion, phénomène à plus grande échelle, suit les mêmes patrons comportementaux. Si tel est le cas, il y aurait de bonnes raisons de croire que la suppression des massifs forestiers et/ou des haies pourraient entraîner un isolement des populations qui seraient alors vouées à la disparition. Afin de tester cette hypothèse on a suivi aussi bien une méthode « a priori » qu'une méthode « a posteriori » dans lesquelles on s'est servi de huit marqueurs microsatellites, de cartes de l'occupation du sol breton ainsi que des données comportementales et morphologiques disponibles sur le Petit rhinolophe.

I. Matériel et méthodes

1.1. Le Petit rhinolophe

Le Petit rhinolophe *Rhinolophus hipposideros* est le plus petit chiroptère d'Europe, avec un poids compris entre 4 et 9g, et une envergure comprise entre 192 et 254mm. L'espèce est présente en Europe occidentale, méridionale et centrale, de l'ouest de l'Irlande et du sud de la Pologne au Maghreb et de la façade Atlantique au delta du Danube (Natura 2000). Dans les différentes régions de son aire de répartition le Petit rhinolophe utilise comme gîtes d'hibernation des cavités naturelles ou artificielles diverses (galeries et puits de mines, caves, tunnels, forts militaires, grottes) souvent souterraines et aux caractéristiques bien définies : obscurité totale, température comprise entre 4°C et 16°C, degré d'hygrométrie élevé, tranquillité absolue. En ce qui concerne les gîtes de mise bas, le Petit rhinolophe utilise principalement les combles ou caves des bâtiments (fermes, granges, églises, moulins) assez chauds et relativement clairs (Holzhaider et al. 2002).

Cette espèce est insectivore et la composition de son régime alimentaire varie selon les saisons et la richesse en insectes de chaque type au cours de celles-ci. Les ordres principalement consommés sont celui des diptères, celui des lépidoptères, celui des névroptères et celui des trichoptères inféodés aux milieux boisés humides (Natura 2000 ; Roué et al. 1999). Le comportement de chasse associé à ce régime insectivore présente plusieurs composantes. La capture des proies a essentiellement lieu en poursuite, contre le

feuillage et au sol (glanage), parfois à partir d'un perchoir (Scholfield et al. 2003). Les animaux chassent généralement seuls en milieu boisé et plus rarement en groupe en milieu ouvert d'élevage où les insectes (notamment les diptères et les nématocères) se regroupent autour des fèces de bovins (McAney et Fairley 1988 ; Jones et Rayner 1989 ; Schofield 1996 ; Motte et Libois 2002).

Par ailleurs, de nombreux suivis par radio-tracking ou par détection des ultrasons ont permis de définir de manière précise le comportement de fourragement du petit rhinolophe à petite échelle. Ainsi, la quête alimentaire aurait lieu dans les zones boisées, préférentiellement dans les forêts de feuillus (arbres à fleurs) riches en insectes et proche de zones humides. En effet, des études très fines de suivi de femelles montrent une utilisation différentielle des habitats. Par exemple, une étude de télémétrie conduite en Allemagne a démontré que les femelles passent 39% de leur temps de fourragement dans des ensembles forestiers ayant plus de 50% de hêtres alors qu'elle ne passent que 34% du temps dans les ensembles mixtes comprenant hêtres et sapins, 15% du temps dans les forêts ayant plus de 50% de sapins et 12% de leur temps dans des clairières (Holzhaider et al. 2002).

D'autres études sont parvenues à une classification par ordre préférentiel décroissant des habitats les plus fréquentés lors du fourragement. Ainsi l'ordre de préférence des aires de chasse serait : végétation dense (avec aubépine et noisetiers) > forêts de feuillus (Chênes, Frênes, Hêtres, Cornouillers) > forêts mixtes > fermes d'élevage, étendues d'eau > haies > plantations de conifères (Pins, Sapins) > prairies (McAney et Fairley 1988 ; Scholfield et al. 1996, 2003 ; Tibbels et Kurta 2003). En plus de ces données concernant les types de milieux où l'on a observé chasser le Petit rhinolophe, il est important de souligner que l'ensemble des suivis a mis en évidence un recours systématique aux corridors boisés tels que les haies pour se rendre aux différents sites d'alimentation. Ainsi d'après certains auteurs les individus sortiraient des gîtes par les grillages, les portes et les fenêtres, longeraient les haies quand il y en a ou suivraient les murs et les toits utilisés comme couvert lorsque la végétation est pauvre à proximité des gîtes, enfin, ils emprunteraient préférentiellement les tunnels et les ponts en évitant de traverser les routes (Scholfield et al. 2003). Sachant que le Petit rhinolophe est fortement prédaté par le Faucon pèlerin (*Falco peregrinus*) et l'effraie des clochers (*Tyto alba*), Motte et Libois (2002) émettent l'hypothèse que l'ensemble de ces comportements, chasse en solitaire dans les milieux boisés à moins de 1m des éléments linéaires et chasse en groupe dans les champs ouverts, diminueraient les risques de prédation.

Par ailleurs, d'autres auteurs qui ont classé les caractéristiques morphologiques et d'écholocation des chiroptères et qui les ont reliées à l'écologie des espèces en ont conclu

qu'il existait deux grands types de chauves-souris. Il y aurait d'une part un ensemble de chauves-souris à ailes longues et fines peu manœuvrables mais conférant un vol rapide qui seraient plus aptes au vol à longue distance dans des espaces ouverts. D'autre part il existerait un ensemble présentant au contraire des ailes courtes, larges et hautement manœuvrables. Celles-ci permettraient le vol dans les zones fortement boisées mais ralentiraient et limiteraient les déplacements en dehors des couverts forestiers (Norberg et Rayner 1987 ; Neuweiler 1989, 1990 ; Rhodes 1995 ; Bontadina et al. 2002). Dans la classification de Norberg et Rayner, le Petit rhinolophe serait le Rhinolophidé avec le plus petit ratio longueur/largeur des ailes, et il devrait être le plus adapté au fourragement en végétation dense. En ce qui concerne leur système d'écholocation, ils émettent des ultrasons de fréquences constante à 112kHz avec un grand cycle ce qui leur permet de détecter les insectes en mouvement dans l'air, et c'est peut être la condition pour pouvoir avoir un fourragement sélectif (Neuweiler 1990 ; Bontadina et al. 2002). Cette haute fréquence permet la détection de petits objets mais présente le désavantage d'être atténuée très vite ce qui rend difficile la détection d'objets à distance (Jones et Rayner 1989 ; Schnitzler et al. 2003).

Ainsi, ces deux spécialisations, morphologique et d'écholocation, peuvent être interprétées comme une adaptation au fourragement dans les milieux denses. Le Petit rhinolophe aurait évolué dans ce type de milieu et la disparition des éléments boisés pourrait compromettre sa survie car il ne serait pas adapté aux nouveaux milieux ouverts.

Enfin, de nombreux auteurs ont mis en évidence le fait que le Petit rhinolophe ne parcourrait pas de grandes distances lors de ses déplacements. Dans leur modèle reposant sur le rapport largeur des ailes/longueur des ailes qu'ils ont relié aux conditions écologiques de vie des espèces, Norberg et Rayner (1987) prévoyaient une aire de fourragement comprise dans un rayon de 1,3km autour du gîte pour le Petit rhinolophe. Des études de radio-pistage ont montré que les femelles non allaitantes pouvaient fourrager dans un rayon allant de 1,9 à 4,1km autour des gîtes (Bontadina et al. 2002), alors que les femelles en gestation utilisent des aires moins étendues et se maintiennent la plupart du temps à moins de 600m du gîte.

Harmata aurait quant à lui identifié plusieurs types de déplacements chez le Petit rhinolophe : des déplacements fréquents de 1km à 5 km entre les différents refuges saisonniers utilisés, des migrations plus rares de plus de 10km et un record de 146km entre un gîte d'été et un gîte d'hibernation (Harmata1989). Il n'a pas détecté de tendance concernant les migrations courtes (dans toutes les directions) mais les migrations longues s'effectueraient plutôt dans l'axe nord-ouest sud-est.

Les études réalisées jusqu'ici ont donc permis d'avoir une idée concernant l'utilisation de l'habitat à petite échelle par le Petit rhinolophe. Si les déplacements à grande échelle suivent les mêmes patrons que ceux des comportements de fourragement et de chasse autour des gîtes, l'ensemble des informations présentées ci-dessus porteraient à émettre les deux hypothèses suivantes :

- le Petit rhinolophe ne pouvant parcourir de grandes distances, les migrations et les échanges génétiques se feraient de proche en proche ce qui induirait un isolement par la distance, qui se traduit par une augmentation conjointe des distances génétiques et géographiques entre colonies ;
- le Petit rhinolophe emprunterait les massifs forestiers et les linéaires boisés dans ses déplacements et les colonies les plus divergentes génétiquement seraient celles isolées par l'absence de ces éléments paysagers.

1.2. Les échantillons

Pour l'étude, on a travaillé à partir d'ADN issu de crottes prélevées dans 18 colonies bretonnes. Les 18 colonies ont été choisies dans les trois départements de la région où le Petit rhinolophe est présent, l'Ille et Vilaine, les Côtes d'Armor et le Morbihan. Ces colonies se trouvent tantôt séparées par des milieux forestiers, tantôt par des milieux ouverts, ce qui devait permettre de voir si les différentes structures de l'habitat ont un impact sur la structure génétique des populations.

L'étude a été réalisée à partir de 540 crottes traitées en 2006, soit 36 échantillons pour chacune des 15 colonies de cette année, et à partir des données obtenues par Sébastien Puechmaille sur le traitement des crottes des trois colonies étudiées en 2005. Les crottes ont été récupérées à l'intérieur des gîtes à l'aide d'un papier journal déposé préalablement sur le sol balayé puis conservées individuellement dans des tubes de 1,5ml avec un fragment de gel de silice pour absorber l'humidité et éviter la dégradation de l'ADN.

1.3. Extraction de l'ADN

Les extractions ont été réalisées suivant le protocole mis au point par Mathy (2004) pour les crottes de chauve-souris (Annexe 1). Une série d'extractions a été faite par colonie, soit 36 extractions et un témoin blanc pour détecter les contaminations possibles.

Afin de vérifier la présence d'ADN dans les extraits, chaque échantillon a été testé avec un marqueur mitochondrial. Le marqueur utilisé était le Cytochrome b d'environ 350 paires de

bases. Ce marqueur a été amplifié par PCR à l'aide de 1 µl d'ADN extrait, 0,4 µl de chaque amorce, un volume de tampon de Taq, 0,6 unités de Taq polymérase et 0,16mM de dNTPs. L'amplification a été effectuée dans un thermocycleur PTC-100 (MJ Research) dans les conditions suivantes : dénaturation à 94°C pendant 15min, 50 cycles de 30s à 95°C, 30s à 55°C, 30s à 72°C et 10min d'extension à 72°C. Les produits de PCR ont été colorés au bleu de charge et révélés par une lumière ultraviolette après 45 min de migration dans un gel d'agarose (120 V, 90mA) à 2% et contenant du bromure d'éthidium. Selon l'intensité de la bande observée chaque échantillon a été classé comme négatif (absence de bande), faible (bande de faible intensité) ou positif (bande de forte intensité).

1.4. Génotypage des échantillons

Un protocole qui repose sur une identification des échantillons à l'aide de huit marqueurs microsatellites (D2, D119,C108, D111, D9, D113, D102, D103) amplifiés grâce à une PCR multiplex a été utilisé. Le protocole suivi est celui de Puechmaille et al. (2005) dans lequel on mélange 1 µl d'extrait par échantillon et 7 µl de mélange contenant du Master mix (Multiplex, Qiagen) et les seize amorces correspondant aux huit marqueurs. Pour chaque paire d'amorces l'une des deux est marquée à l'aide d'un fluorochrome qui permet l'analyse par le séquenceur. Les amplifications ont été réalisées dans un thermocycleur PTC-100 dans les conditions suivantes : 15min à 95°C, 45 cycles à 94°C pendant 45s, 56°C pendant 45s, 72°C pendant 1min, 1 heure à 72°C.

La détermination des génotypes a été réalisée grâce à deux séquenceurs ABI PRISM 3130 XL Genetic Analyzer 16 Capillary system (Applied Biosystems) et avec du 500 Liz comme marqueur de taille. Pour chaque échantillon 1 µl de produit de PCR a été dilué dans 3 µl d'eau ultrapure puis 1 µl de ce mélange a été prélevé et mélangé à 0,5 µl de 500 Liz et à 8,5 µl de formamide.

La lecture des génotypes a été réalisée à l'aide des logiciels GeneScan et Genemapper. Chaque échantillon a été amplifié deux fois de manière indépendante et un génotype consensus a été élaboré pour chaque locus à partir des deux génotypes obtenus lors des deux amplifications. Le processus a été répété suivant la méthode utilisée par Puechmaille et al. (2005) jusqu'à obtenir le génotype consensus pour un maximum d'échantillons et un maximum de loci. Le but de cette démarche est d'une part d'identifier les différents échantillons et d'autre part de déterminer quels échantillons correspondent aux crottes d'un même individu afin de ne les utiliser qu'en un seul exemplaire lors du calcul des fréquences alléliques. L'identification des échantillons correspondant à un même individu a été réalisée

grâce au logiciel GeneCap (Wilberg et Dreher 2004) qui comprend un algorithme permettant de comparer deux à deux tous les génotypes obtenus.

1.5. Analyse des données génétiques

Avant de s'intéresser à l'impact de la structure de l'habitat sur la structure génétique on a analysé les caractéristiques des populations. Pour cela on a d'abord testé si elles étaient à l'équilibre d'Hardy Weinberg et s'il existait un déséquilibre de liaison entre les marqueurs. Un écart par rapport à l'équilibre d'Hardy Weinberg peut être expliqué soit par des erreurs de génotypage soit par une pression de sélection sur un locus particulier ou par une reproduction non aléatoire entre individus d'un même groupe (Sacks et al. 2004). La diversité génétique a été caractérisée à l'aide de deux indices, la richesse allélique (El Mousadik & Petit 1996) et l'hétérozygotie attendue.

L'intégralité de l'étude repose sur l'analyse des éventuelles ressemblances ou différences génétiques entre les colonies. On distingue deux méthodes permettant de les évaluer. Lorsque l'on travaille sur des populations discrètes clairement définies dans l'espace on peut se servir du calcul des F_{st} entre populations pour calculer la distance entre ces dernières, celle-ci étant alors évaluée par $F_{st}/(1-F_{st})$ (Rousset 1997). Lorsqu'au contraire il s'agit de populations distribuées de façon continue sur la surface étudiée et qu'il est difficile de les différencier on travaille à partir de la distance génétique $ar = (Q_w - Q_r)/(1 - Q_w)$ où Q_r est la probabilité d'identité des gènes pris chez deux individus séparés par la distance géographique r et où Q_w est la probabilité pour que deux gènes pris au hasard chez un individu soient identiques (Rousset 2000).

Dans le cas présent, on a à faire à des colonies associées à des gîtes particuliers, donc à des ensembles discrets, c'est pourquoi on s'est servi des F_{st} pour le calcul des distances génétiques. L'ensemble de ces analyses a été effectué à l'aide du logiciel Fstat (Goudet 1995).

1.6. Analyse de l'impact de la structure du paysage sur la structure génétique par une méthode « a priori »

L'analyse « a priori » consiste à tester plusieurs modèles explicatifs de la différenciation génétique des populations à partir d'hypothèses différentes concernant l'utilisation du paysage par l'animal. Dans cette approche on part du postulat selon lequel l'animal ne rencontre pas les mêmes difficultés de déplacement dans les différents habitats d'un paysage hétérogène (Burel et Baudry 1999). L'idée repose alors sur une tentative de coder les éléments du paysage à l'aide de coûts de passage qui sont définis a priori en fonction

des données concernant la biologie de l'espèce. Une fois que les différentes composantes du paysage sont différenciées sur ce plan et pour une hypothèse donnée on cherche alors les chemins les moins coûteux entre paires de colonies. Enfin on teste la corrélation entre ces distances écologiques (coût ou distance du chemin le moins coûteux) et les distances génétiques. On répète cette opération pour les différentes hypothèses testées afin de voir quel modèle explique le mieux la structure génétique des populations.

Pour l'application de cette méthode dans laquelle on tient compte a priori de la structure de l'habitat on a donc calculé les distances écologiques entre colonies à l'aide du logiciel ArcGIS 3.2 et de son extension Pathmatrix mise au point par Ray (2005). Pour pouvoir calculer ces distances, les colonies ont été géoréférencées préalablement sur la carte de la Bretagne. Le géoréférencement a été réalisé grâce à des photos aériennes et aux cartes IGN des différents départements sur le logiciel carto Explorer en coordonnées Lambert II étendu. On a alors utilisé l'extension Pathmatrix d'ArcGIS 3.2 basée sur un algorithme qui simule les différents chemins possibles entre colonies, calcule leur coût, identifie le chemin le moins coûteux et qui affiche sa longueur et son coût.

L'obtention des distances écologiques a nécessité plusieurs étapes. Dans un premier temps on s'est servi d'une carte Corine Land Cover fournie par l'Ifen (Institut français pour l'environnement) et qui représente l'utilisation du sol breton en 2000. Sur cette carte on compte 34 types d'occupation du sol représentés par des polygones adjacents dont le grain est de 25ha. Ces 34 types ont été regroupés grâce au logiciel Arc GIS en quatre types simplifiés et pertinents pour l'étude : espaces ouverts, forêt de feuillus, forêt de résineux, bocage. Par la suite, chacun de ces types d'occupation du sol a été caractérisé par un coût de passage différent. L'affectation des coûts de passage se fait dans la table attributaire de la carte d'origine. Enfin on a procédé à la rasterisation de la carte en pixels de 25ha. Le passage par cette nouvelle version rasterisée de la carte est indispensable au calcul réel des distances écologiques entre colonies puisqu'il permet de comptabiliser tous les pixels entre les paires de colonies et d'additionner le coût de passage par chacun d'entre eux.

Cette démarche a été suivie six fois, une par hypothèse testée. On a testé trois grands types d'hypothèses : un premier type, celui de l'isolement par la distance afin d'avoir une idée sur les capacités de dispersion de l'espèce, un deuxième type (celui des trois premières hypothèses impliquant le paysage) reposant sur la biologie de l'espèce et un troisième ensemble (les hypothèses 4 et 5) s'attachant plutôt à la connectivité de l'habitat au sens large. Dans ces deux dernières hypothèses on a considéré le bocage comme difficile à franchir car

cette rubrique regroupait essentiellement des zones agricoles comprenant de la végétation basse éparses sur les cartes de l’Ifen.

Dans chacune des hypothèses le coût de passage a été fixé à 1 lorsque l’on considérait l’élément paysager comme facile à franchir et il a été fixé à 10000 pour les éléments que l’on souhaitait être contournés par Pathmatrix car ils étaient considérés comme des barrières à la dispersion (Tableau 1).

Plus spécifiquement, les hypothèses testées ont été les suivantes :

IBD (isolement par la distance) : tous les éléments paysagers présentent la même difficulté de passage, les distances considérées sont alors les distances à vol d’oiseau

Hypothèse 1 : Le Petit rhinolophe utilise uniquement les bois de feuillus pour se déplacer car ils sont riches en insectes et permettent de se maintenir à l’abri des prédateurs propres aux espaces ouverts.

Hypothèse 2 : Le Petit rhinolophe utilise préférentiellement le bocage et les bois de feuillus comme corridors de dispersion à grande échelle et suit les mêmes patrons de dispersion que lors du comportement de chasse à petite échelle en évitant les espaces ouverts et les bois de résineux pauvres en insectes

Hypothèse 3 : Le Petit rhinolophe avec ses ailes courtes et larges ralentissant le vol ne rencontre de difficultés lors de son déplacement que dans les milieux ouverts où les distances à franchir sont trop longues et le temps d’exposition trop important.

Hypothèse 4 : Le Petit rhinolophe se déplace dans les forêts de conifères participant à la connectivité de l’habitat.

Hypothèse 5 : Le Petit rhinolophe se déplace dans les forêts de conifères et les forêts de feuillus participant à la connectivité de l’habitat.

L’hypothèse 4 a été utilisée pour avoir une situation équivalente à celle de l’hypothèse 1 mais sans feuillus et voir s’il existait une différence d’utilisation des conifères et des feuillus.

Type de milieu	Coût de passage des pixels dans chaque hypothèse					
	IBD	Hypothèse 1	Hypothèse 2	Hypothèse 3	Hypothèse 4	Hypothèse 5
Espace ouvert	1	10000	10000	10000	10000	10000
Forêt de résineux	1	10000	10000	1	1	1
Bocage	1	10000	1	1	10000	10000
Forêt de feuillus	1	1	1	1	10000	1

Tableau 1 : Affectation des coûts de passage à chaque élément paysager

Des tests de Mantel ont été utilisés pour tester la relation entre distances génétiques et distances écologiques à l'aide du logiciel Fstat (Goudet 1995). Un test de Mantel a aussi permis de tester la relation entre distances génétiques et distances euclidiennes, tel que cela est pratiqué usuellement pour mettre en évidence un isolement par la distance (Wright 1943). Enfin, on a testé la relation entre distances écologiques et distances génétiques en utilisant les résidus de leur régression sur les distances euclidiennes, toujours à l'aide de tests de Mantel, afin de s'affranchir de l'effet de la distance euclidienne.

1.7. Analyse de l'impact de la structure du paysage sur la structure génétique par une méthode «a posteriori »

La méthode « a posteriori » a consisté dans un premier temps à inférer les barrières génétiques entre groupes de colonies à l'aide de l'algorithme de Monmonier implémenté dans le logiciel Barriers 2.2 (Manni et al. 2004). L'inférence des barrières génétiques repose sur plusieurs étapes. Dans un premier temps on représente les colonies géoréférencées par des points sur un plan. On réalise alors une triangulation de Delaunay (voir rapport bibliographique) et à chaque côté du triangle reliant trois colonies on affecte la valeur de Fst correspondante à la paire de colonies considérée. L'algorithme infère alors les barrières génétiques en suivant les valeurs décroissantes de Fst. On se retrouve donc avec des barrières pour lesquelles on a du même côté les colonies qui sont proches génétiquement et pour lesquelles les colonies éloignées génétiquement sont de part et d'autre de la barrière. La robustesse des barrières est évaluée par bootstrap.

Ensuite, afin de détecter s'il existe un lien avec la structure du paysage on regarde si la localisation des barrières génétiques correspond sur la carte à la présence d'éléments particuliers du paysage.

II. Résultats

2.1. Echantillonnage

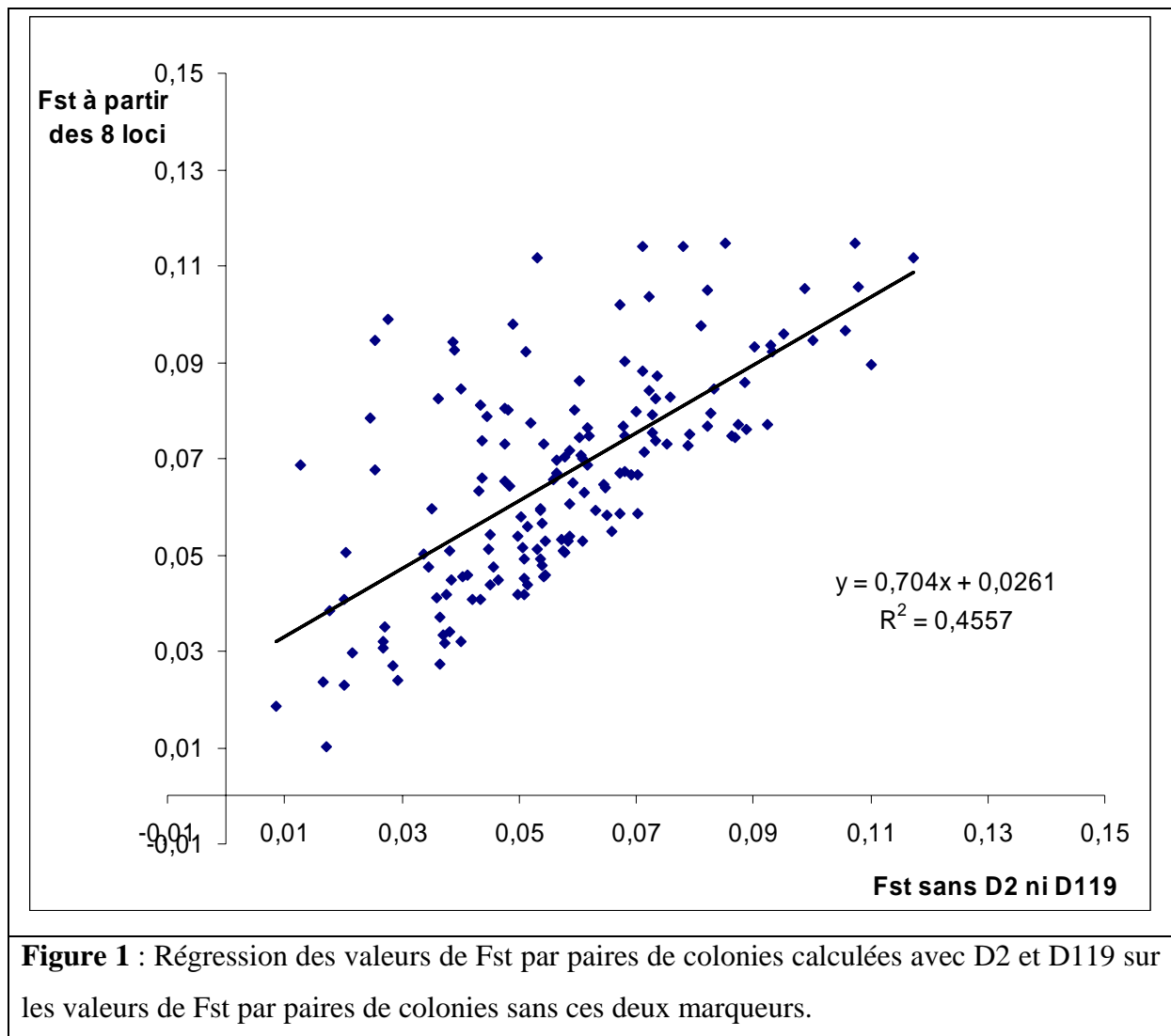
Colonie	Nombre d'échantillons génotypés	Nombre d'individus génotypés	Année d'échantillonnage
1. La Haut Dibois	31	28	2006
2. La Sageais	36	33	2006
3. Les Flégés	36	29	2006
4. La Ballue	33	23	2006
5. Trémigon	35	29	2006
6. Epiniac	259	84	2005
7. La Grande Motte	35	28	2006
8. Les Nétumières	28	25	2006
9. Langédias	34	30	2006
10. Mané er Ven	32	32	2006
11. Reignerai	19	18	2006
12. Le Logis	30	25	2006
13. La Vallée	35	27	2006
14. La Villeneuve Jacquelot	27	27	2006
15. St Thurial	82	25	2005
16. La Vairerie	30	30	2006
17. Castel	26	24	2006
18. Pluherlin	192	56	2005

Tableau 2 : Nombre d'échantillons et d'individus génotypés par colonie et par année

Sur une cinquantaine de colonies connues en Bretagne 18 colonies ont été étudiées. Le nombre d'individus étudiés par colonie a varié entre 18 et 54 selon les tailles des colonies. L'essentiel de l'échantillonnage a été réalisé en 2006 sauf les trois colonies échantillonnées par Sébastien Puechmaille en 2005 (Tableau 2).

2.2. Diversité et distances génétiques

Les tests préliminaires réalisés sur les différentes colonies ont d'une part montré qu'elles étaient faiblement différenciées entre elles mais que cette différenciation était significative ($F_{st} = 0,057$; intervalle de confiance à 95% : 0,050-0,065). Certaines colonies présentent des valeurs d'hétérozygotie observée supérieures ou inférieures à ce qui est attendu et ne se trouveraient donc pas à l'équilibre d'Hardy Weinberg. L'analyse de cet équilibre au niveau de chaque locus a révélé que dans la plupart des cas il s'agissait d'un problème de génotypage au niveau de deux loci particuliers : le D2 et le D119.



Par ailleurs, une régression entre Fst calculés avec et sans prise en compte de l'information apportée par les loci D2 et D119 a mis en évidence une modification profonde des valeurs de Fst lorsque l'on supprime ces deux loci de l'analyse (Fig. 1). On a donc préféré supprimer ces deux loci de toutes les analyses ultérieures et fonctionner avec les valeurs de Fst obtenues avec les six loci fiables.

Les tests de différenciation entre paires de colonies ont montré qu'elles étaient toutes différenciées deux à deux ($p < 0,05$), sauf les colonies Les Flégés et Les Nétumières (Annexe 2).

Sur les 270 tests de déséquilibre de liaison réalisés par paire de loci, seuls 10 ont donné des résultats significatifs après correction de Bonferonni et étaient répartis sur différentes colonies et sur différentes paires de loci. On a donc gardé l'ensemble des informations concernant les 18 colonies et les loci C108, D111, D9, D113, D102 et D103.

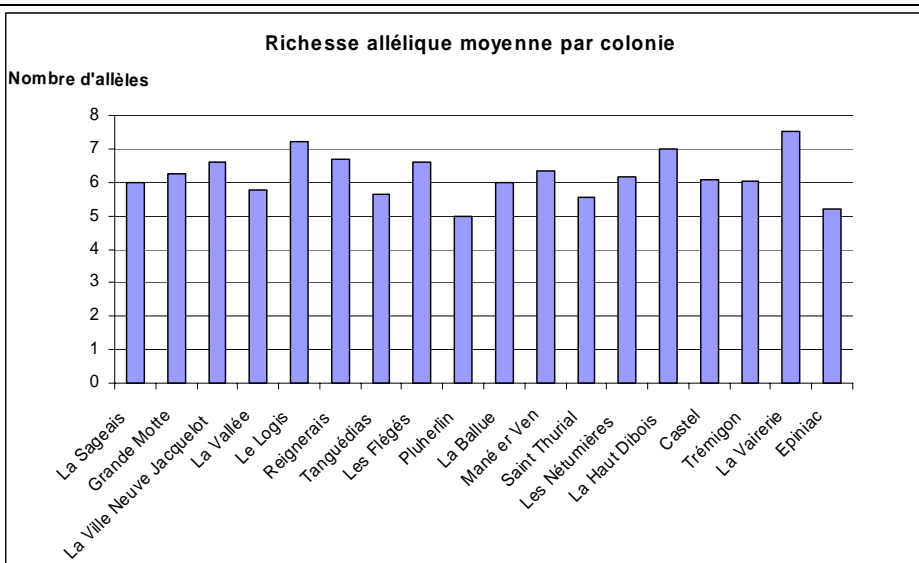
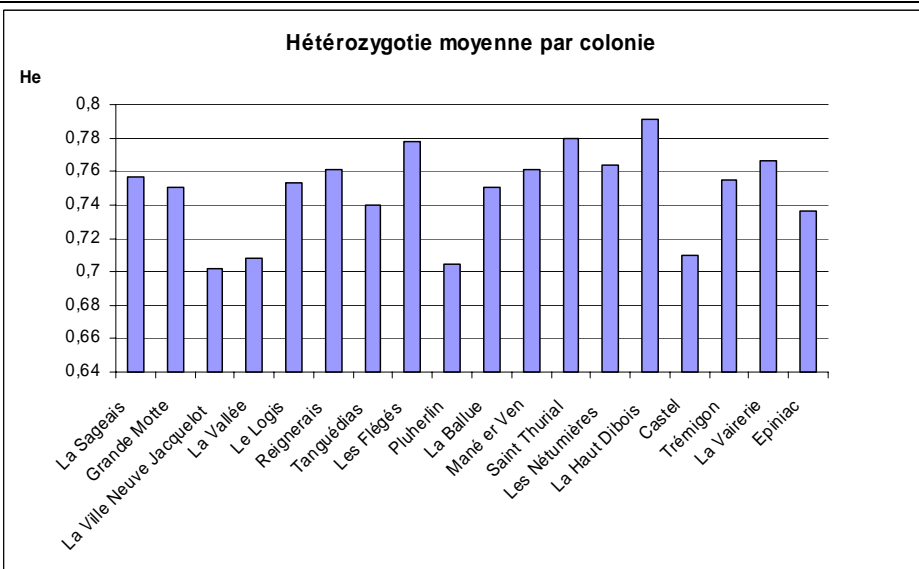
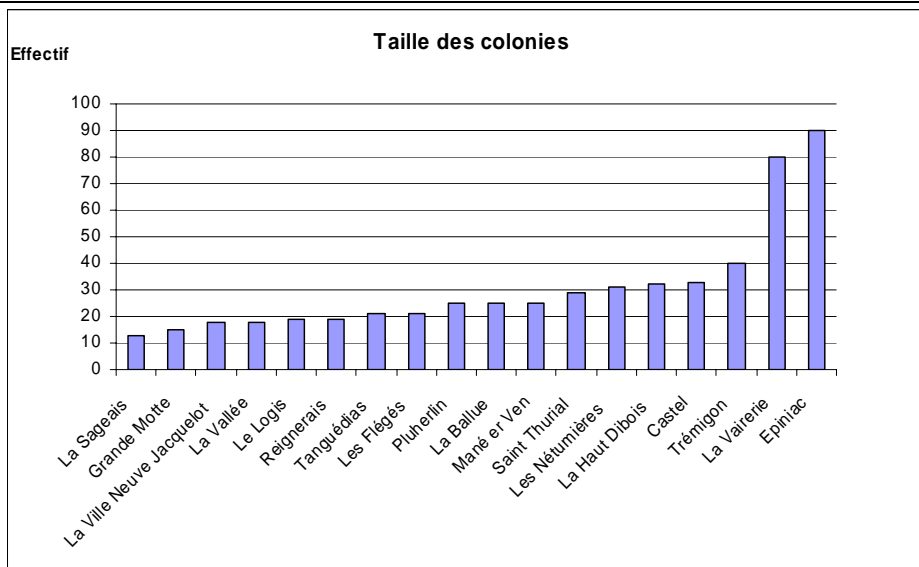


Figure 2 : Taille, Hétérozygotie attendue He et Richesse allélique des colonies

La richesse allélique varie entre 4,97 et 7,5 allèles par locus et par colonie, et l'hétérozygotie attendue entre 0,702 et 0,791. La taille des colonies ne semble pas avoir d'influence particulière sur ces deux paramètres. En effet, on peut observer des colonies de petite taille telles que Le Logis et Reignerai présenter des hétérozygoties et des richesses alléliques parmi les plus élevées. Au contraire des colonies comme Epiniac avec un effectif important présentent parfois des hétérozygoties et des richesses alléliques faibles.

L'hétérozygotie et les richesses alléliques peuvent être contraintes par le degré d'isolement de chaque colonie. Si l'on s'intéresse à la carte de l'occupation du sol on peut constater que les colonies de Pluherlin, La Villeneuve Jacquelot et Castel font partie des colonies les plus en retrait par rapport au grand ensemble du nord est. Ces trois colonies présentent à la fois une faible richesse allélique et des faibles valeurs d'hétérozygotie. Il est alors probable que cet isolement relatif soit à la fois à l'origine d'un faible flux génique donc d'un faible apport d'allèles nouveaux et un facteur augmentant la probabilité de consanguinité ce qui expliquerait les valeurs faibles d'hétérozygotie. Sur la carte on constate que ces colonies sont entourées par des massifs forestiers, il y a donc des conditions d'existence favorables aux colonies mais la connectivité entre ces colonies et les autres n'est pas forcément suffisante.

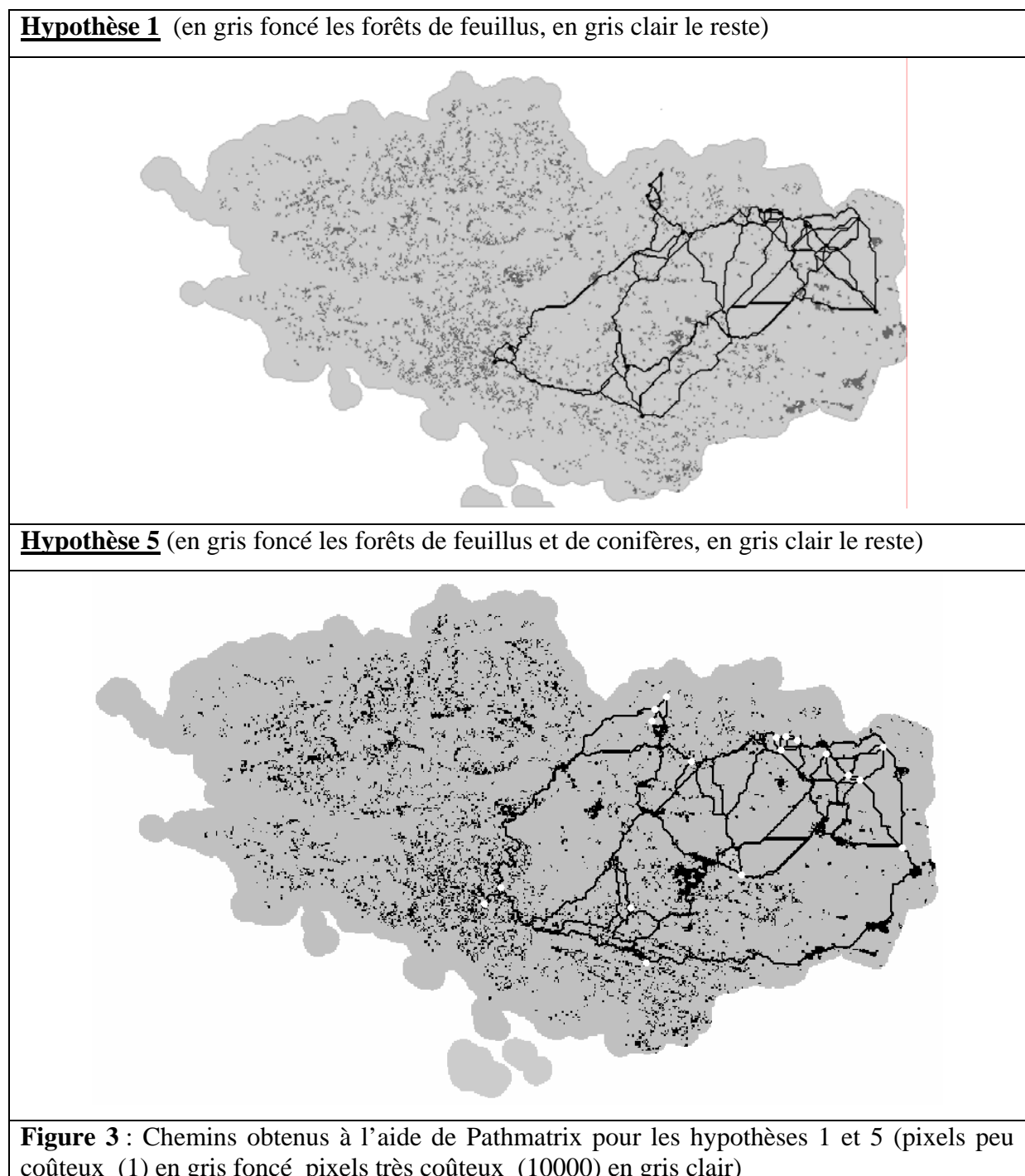
En revanche des colonies comme Les Flégés, Le Logis, La Haut Dibois, Les Nétumières et Reignerai présentent des valeurs d'hétérozygotie et de richesse allélique parmi les plus élevées. Elles font toutes parties des ensembles situés au nord et à l'est où les distances entre colonies sont plus faibles. Le flux génique y est donc très probablement facilité par la proximité des colonies et par la présence de nombreux massifs forestiers visibles sur la carte. A ce sujet il est important de souligner que parmi les individus génotypés certains se sont retrouvés à la fois dans deux colonies différentes soit Les Flégés et La Ballue, Les Flégés et Les Nétumières, Reignerai et Languédias. L'existence de ces migrants fournit donc de l'information en faveur de l'hypothèse d'après laquelle les flux d'individus donc les échanges géniques seraient plus probables dans ces zones. La colonie de Languédias est intéressante car elle est moins éloignée de ces ensembles du nord et de l'est que les premières colonies étudiées et elle présente des valeurs de richesses allélique et d'hétérozygotie à mi-chemin entre celles du nord-est et celles du sud et de l'ouest.

Il est important de noter que même si sur la carte seules 18 parmi les 50 colonies présentes en Bretagne sont représentées, l'échantillonnage des colonies a été réalisé de manière à ce qu'il reflète les densités relatives des colonies sur la région. Les remarques réalisées ici sont donc

en accord avec la réalité du terrain en ce qui concerne les abondances relatives de voisins que peut avoir chaque colonie.

2.2. Résultats de l'approche « a priori »

L'approche « a priori » a permis d'obtenir différentes cartes raster et selon l'hypothèse émise certains chemins sont conservés et d'autres sont modifiés de manière importante (Fig. 3).



	% de variance expliquée par les tests 1	p obtenues pour les tests 1	% de variance expliquée par les tests 2	p obtenues pour les tests 2
IBD	6.07	0.001	-	-
Hypothèse 1	6.37	0.001	0.46	0.409
Hypothèse 2	6.43	0.005	0.60	0.360
Hypothèse 3	5.99	0.002	0	0.995
Hypothèse 4	6.17	0.001	0.11	0.689
Hypothèse 5	6.60	0.002	1.18	0.188

Tableau 3 : Pourcentage de la variance génétique expliquée par chaque hypothèse et valeurs de p obtenus avec les tests de Mantel

Tests 1 : Distance génétique/ distance écologique

Tests 2 : Résidus de la régression entre distance génétique et distance euclidienne/ résidus de la régression entre distance écologique et distance euclidienne

Les résultats des tests de Mantel ont dans un premier temps révélé une corrélation significative entre distance génétique et distance euclidienne, avec une pente de 0,0072 ce qui révèle l'existence d'un isolement par la distance fort qui explique 6,07% de la variance de la distance génétique (Fig. 4). Les premiers tests de Mantel réalisés pour les cinq hypothèses prenant en compte la structure de l'habitat et la biologie du Petit rhinolophe donnent également des résultats significatifs mais très proches de celui de l'isolement par la distance (Tableau 3). Soupçonnant l'existence d'une corrélation forte entre distance écologique et distance euclidienne on a réalisé un test de Mantel sur celles-ci. Pour les cinq hypothèses on a obtenu des corrélations significatives et une variance de la distance écologique expliquée à plus de 98% par la distance euclidienne. Pour s'affranchir de la part de variance due à la distance euclidienne on a réalisé une deuxième série de tests de Mantel sur les résidus des régressions précédentes (Tableau 3). Ces derniers tests ont montré que les résidus de la régression entre distance génétique et distance euclidienne n'étaient pas corrélés significativement aux résidus de la régression entre distance écologique et distance euclidienne. Ainsi, les éléments de paysage étudiés dans chaque hypothèse ne contribueraient pas de manière significative à la variance de la distance génétique.

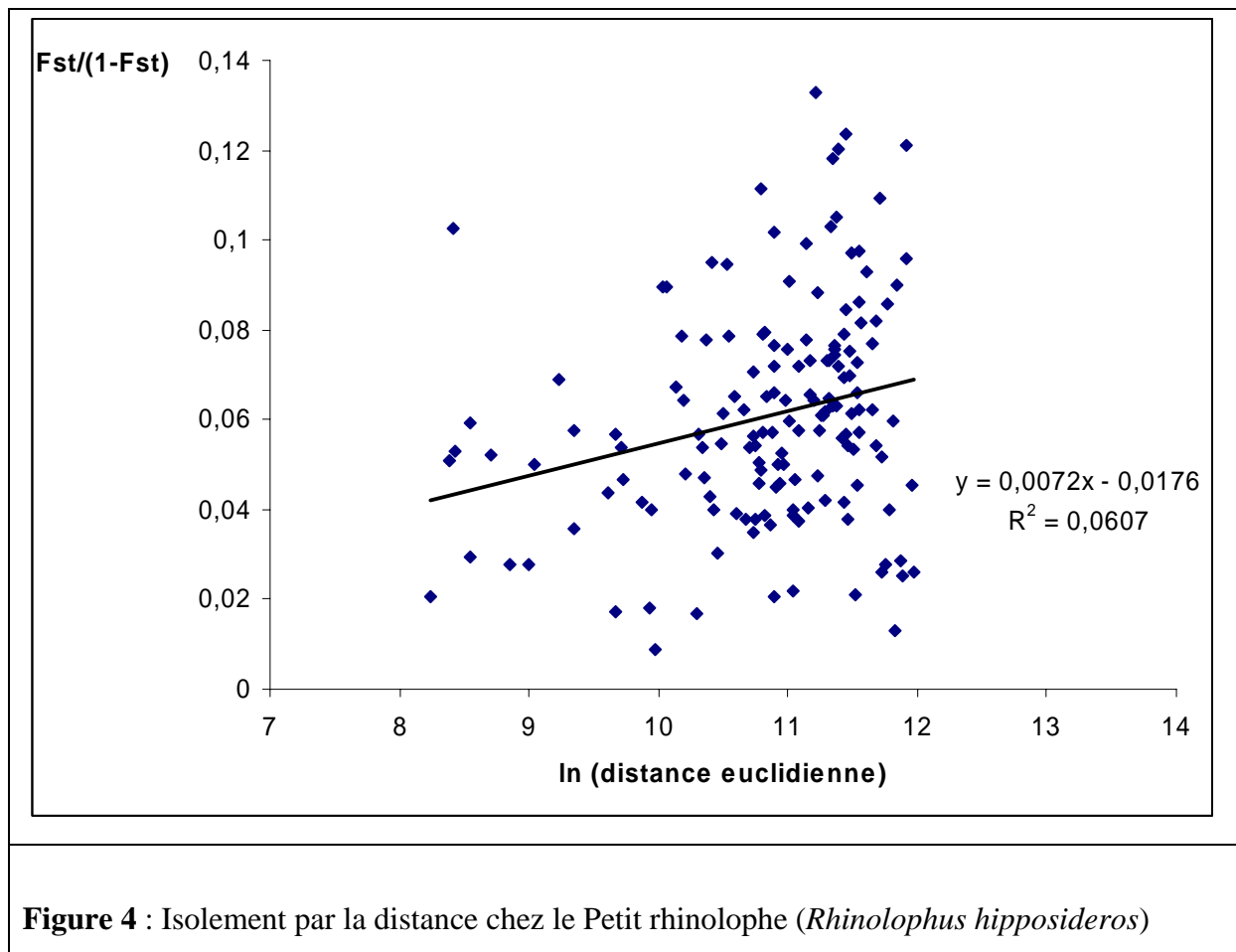


Figure 4 : Isolement par la distance chez le Petit rhinolophe (*Rhinolophus hipposideros*)

2.3. Résultats de l'approche « a posteriori »

Grâce au logiciel Barriers 2.2 (Manni et al. 2004) on a pu obtenir dans un premier temps la trinangulation de Delaunay entre les dix-huit colonies étudiées. Puis, l'inférence des barrières génétiques à l'aide de l'algorithme de Monmonier a conduit à l'obtention d'un découpage de l'ensemble des colonies en plusieurs groupes (Fig. 5).

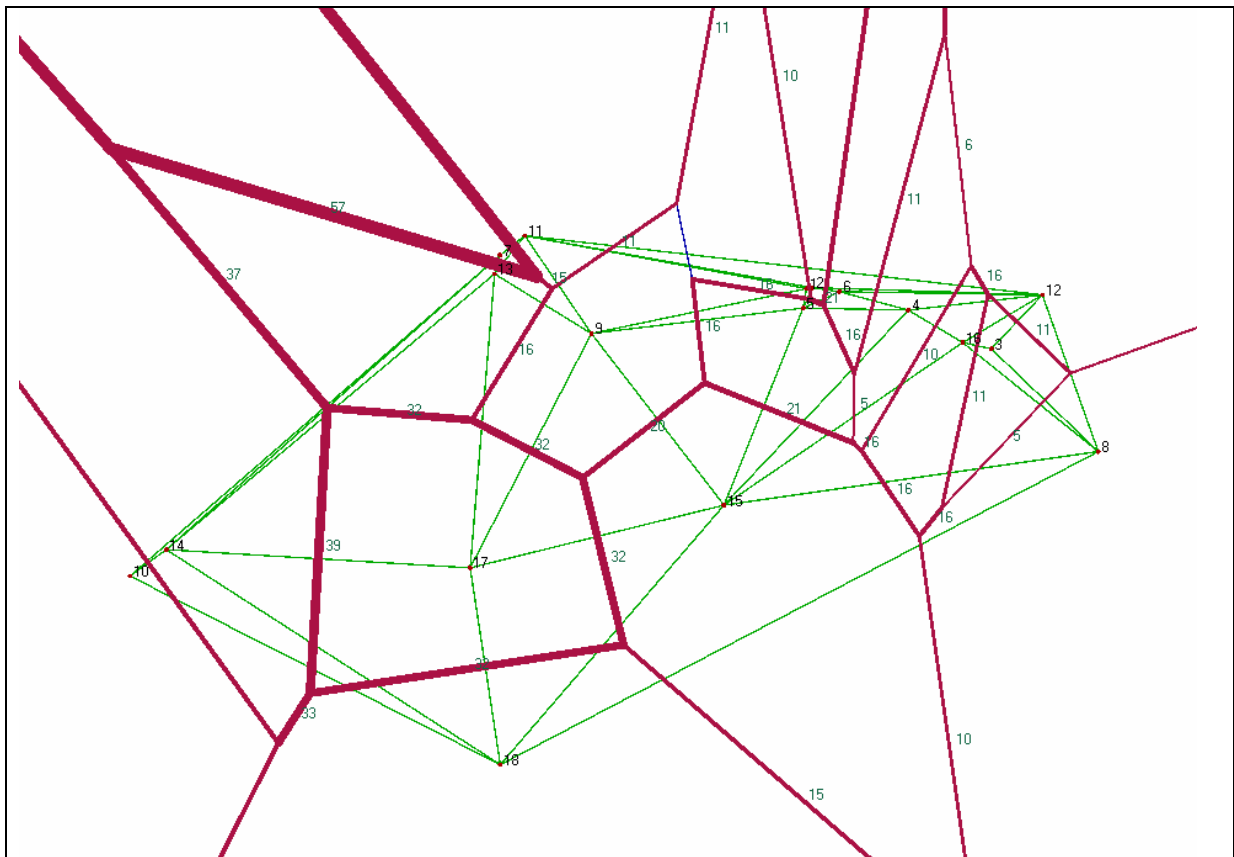


Figure 5 : Barrières génétiques obtenues à l'aide de l'algorithme de Monmonier (colonies représentées par le sommet des triangles et numérotées de la même manière que dans le tableau 2). Les numéros sur les barrières indiquent les valeurs de bootstrap obtenues pour chacune d'entre elles

On peut remarquer dans un premier temps que la plupart des barrières ne sont pas très robustes (valeurs de bootstrap $< 58\%$). Puis, on constate que les barrières les plus robustes sont du côté sud ouest de la région. L'importance de ces barrières est en partie due à l'isolement par la distance qui est plus fort pour les colonies de cette zone car elles sont en général plus éloignées les unes des autres. Sur la carte Corine Land Cover de l'Ifen on remarque que dans certains cas la présence de la barrière correspond à la présence d'habitats ouverts, c'est le cas des barrières entre les colonies suivantes : La Villeneuve Jacquolot (14) et la Vallée (13), Castel (17) et Languédias (9), La Vallée (1) et La Grande Motte (7), La grande Motte (7) et Reignerai (11). Ceci étant, la présence des barrières ne correspond pas systématiquement à l'absence de couvert végétal et dans les cas où les colonies sont éloignées il est difficile de faire la part entre l'isolement dû à la distance et celui dû au paysage.

III. Discussion

3.1. Importance de l'isolement par la distance chez le Petit rhinolophe

La première conclusion qui se dégage de l'étude de la structure génétique des colonies bretonnes de Petit rhinolophe est celle de l'existence d'un isolement par la distance. Celui-ci expliquerait 6,07% de la variance observée au sein des données génétiques. Cet isolement par la distance significatif semble important et notamment plus fort que celui observé chez d'autres chiroptères européens tels que le Murin de Natterer *Myotis nattereri* (Rivers et al. 2005), le Murin de Bechstein *Myotis bechsteinii* (Kerth et al. 2005) ou la Noctule commune *Nyctalus noctula* (Petit et Mayer 1999). En effet, plus la pente de la régression entre distance génétique et le logarithme de la distance géographique est grande plus l'isolement par la distance est important et traduit de faibles capacités de dispersion. Ainsi sur les trois chiroptères présentés ci-dessous, celui qui présente les meilleures capacités de dispersion est la Noctule commune *Nyctalus noctula* avec un isolement par la distance nul (Tableau 4).

Espèce	Taxon	Pente de la régression distance génétique (Fst/1-Fst) / ln distance géographique (m)
<i>Tetra tetrix</i>	Gallinacé	0,0083 (Caizergues et al. 2003)
<i>Helix aspersa</i>	Mollusque	0,0237 (Arnaud et al. 2003)
<i>Carabus solieri</i>	Coléoptère	0,2857 (Garnier et al. 2004)
<i>Arvicola terrestris</i>	Rongeur	0,00005 (Berthier et al. 2005)
<i>Myotis bechsteinii</i>	Chiroptère	0 en dessous de 100km 0,0125 au dessus de 100km (Kerth et Petit 2005)
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	Chiroptère	0,0072
<i>Nyctalus noctula</i>	Chiroptère	0 (Petit et Mayer 1999)

Tableau 4 : Importance de l'isolement par la distance chez plusieurs espèces de différents taxons, évaluée par la pente de la régression entre distance génétique et distance géographique

Chez certaines espèces comme le Murin de Bechstein on peut observer un isolement par la distance qui présente deux patrons différents. L'isolement par la distance est nul entre les populations séparées par moins de 100km et similaire à celui observé chez le Petit rhinolophe au-delà de ces 100km. Chez le Petit rhinolophe il est alors frappant de constater

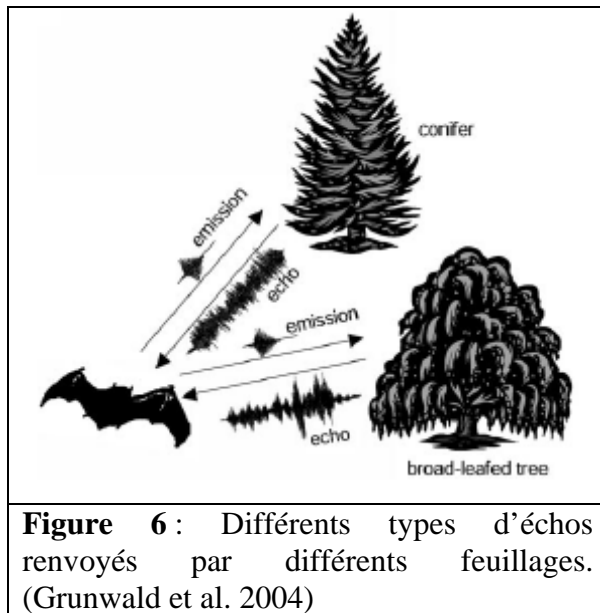
que même entre populations séparées par des distances faibles on observe déjà un fort isolement par la distance. Il est intéressant de noter que par rapport aux espèces des autres taxons présentés ici le Petit rhinolophe possède des capacités de dispersion à mi-chemin entre celles d'un mollusque tel l'escargot *Helix aspersa* et celles d'un petit rongeur, le Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*). Les capacités de dispersion du Petit rhinolophe sont alors comparables à celles d'oiseaux volant peu tels que le Tétralyre (*Tetrao tetrix*) puisque les pentes de l'isolement par la distance sont du même ordre de grandeur chez ces deux espèces. Tous ces éléments portent donc à croire que le Petit rhinolophe est limité dans son vol et donc dans sa dispersion et que par conséquent le flux génique aurait plutôt tendance à se faire entre colonies proches suivant un modèle en pas japonais comme chez le Grand rhinolophe *Rhinolophus ferrumequinum*, espèce proche phylogénétiquement du Petit rhinolophe (Kimura et Weiss 1964 ; Rossiter et al.2000).

Ceci étant, il se peut que l'isolement par la distance ne soit pas simplement le résultat de faibles capacités de dispersion mais le produit d'un sédentarisme marqué. Il serait alors intéressant pour mieux comprendre les raisons de cet isolement de voir si des traits comportementaux particuliers, notamment concernant la reproduction, permettent d'expliquer le patron observé. Chez de nombreuses espèces de mammifères, les femelles sont philopatrices, c'est le cas aussi chez les chiroptères. Certaines espèces présentent une structure sociale très fermée avec peu de lignées maternelles au sein d'un même groupe, comme chez le Murin de Bechstein *Myotis bechsteinii* (Kerth et al. 2000) ou le Grand rhinolophe *Rhinolophus ferrumequinum* (Rossiter et al. 2005). Le flux génique repose alors sur les capacités de dispersion des mâles mais aussi des femelles, qui se retrouvent sur des sites d'accouplement très éloignés des colonies de mise-bas. Les trajets effectués entre les colonies de mise-bas et les sites d'accouplement expliquent ainsi l'absence d'isolement par la distance observé en deçà de 100km chez le Murin de Bechstein. Il serait intéressant de voir si le Petit rhinolophe présente une structure sociale similaire ou pas et si à l'isolement dû aux faibles capacités de dispersion s'ajoute une philopatrie importante, notamment en ce qui concerne les sites d'accouplement.

3.2. Rôle du paysage dans la dispersion du Petit rhinolophe

Cette étude n'a pas permis de mettre en évidence une relation entre la structure génétique des colonies de Petit rhinolophe en Bretagne et les grands ensembles paysagers de la région. En effet, aucune des hypothèses de la méthode a priori n'a apporté plus d'information sur la variance des distances génétiques que l'isolement par la distance. On n'a

pas non plus constaté de nette différence entre les hypothèses incluant seulement les feuillus et celles incluant feuillus et conifères. Pourtant, plusieurs études de terrain ont révélé que le Petit rhinolophe évitait les bois de conifères et qu'il passait la plupart de son temps de vol nocturne à fourrager dans les forêts de feuillus (Holzhaidner et al. 2002). Ce comportement a été mis en relation avec de réelles capacités à distinguer la présence de conifères ou de feuillus à travers l'analyse des différents échos renvoyés par ces deux grands types d'arbres (Fig. 6 ; Grunwald et al. 2004)



Cette aptitude à discriminer les deux types de feuillage serait un avantage lors de la prise de décision concernant les endroits où fourrager puisqu'en se dirigeant vers les feuillus le chiroptère augmente sa probabilité de rencontrer des insectes (Tibbels et Kurta 2003). Dans leurs travaux Tibbels et Kurta ont montré que les zones à feuillus adjacentes à des éclaircies et visitées par les chiroptères *Myotis lucifugus*, *Myotis sodalis* et *Myotis septentrionalis* présentaient bien

une biomasse en insectes plus importante que les autres habitats étudiés. Ils ont en particulier remarqué une forte abondance de Diptères, Lépidoptères et Trichoptères, les espèces qui font également partie du régime alimentaire du Petit rhinolophe.

Les résultats obtenus par la méthode « a priori » semblent alors contradictoires avec les exigences écologiques du Petit rhinolophe mais ce n'est pas forcément le cas. En effet, dans la méthode « a priori » on a tenu compte des grands ensembles forestiers et la taille des pixels utilisés était de 25ha. En tenant compte de ce qui a été observé à petite échelle il se peut que l'essentiel dans la dispersion du Petit rhinolophe soit la connectivité des éléments linéaires boisés et non pas la présence de grands ensembles forestiers isolés.

Dans ce sens, en associant les informations apportées par la méthode a posteriori et les informations de cartes des densités de haies réalisée par Josso et al. (1997), on trouve des pistes intéressantes pour la suite de l'étude de l'impact du paysage sur les colonies de Petit rhinolophe.

Effectivement, grâce à l'algorithme de Monmonier on a mis en évidence un gradient ascendant de robustesse des barrières d'est en ouest. Au sud-ouest on a un ensemble de

colonies séparées par des barrières moyennement robustes, alors que sur le quart nord-est on constate que les colonies sont séparées par des barrières deux fois plus faibles. Dans leur étude « Les haies de Bretagne » Josso et al. (1997) ont représenté les densités (en m/ha) de différents types de haies sur six cartes. Les six cartes représentent respectivement : les talus bocagers nus, les haies basses, les taillis, les taillis dominants avec futaie, les futaies dominantes avec taillis et les haies comprenant que des futaies.

Etant donné que le Petit rhinolophe vole préférentiellement entre 2 et 5m au dessus du sol (McAney et Fairley 1988) on s'est intéressé uniquement aux haies comportant des futaies, donc aux trois dernières cartes. Sur ces cartes on constate que la zone nord-est mentionnée précédemment est couverte majoritairement par des haies dont la densité est supérieure à 30m/ha et dépasse souvent des valeurs de 65m/ha. En revanche, la zone située au sud ouest présente des densités de combinaisons futaies-taillis faibles inférieures à 10m/ha et rarement quelques pixels dont la densité est supérieure à 30m/ha.

De même, les trois colonies situées tout au nord de la carte, Reignerai (11), La Grande Motte (7) et La Vallée (13) sont particulièrement intéressantes. En effet ces trois colonies sont très proches les unes des autres et pourtant elles présentent entre elles des barrières génétiques parmi les plus robustes. Or on constate que cette petite portion de la carte présente des densités de haies inférieures à 10m/ha. En conclusion, les barrières génétiques les plus robustes sont présentes aux endroits où les densités en haies à futaies sont les plus faibles.

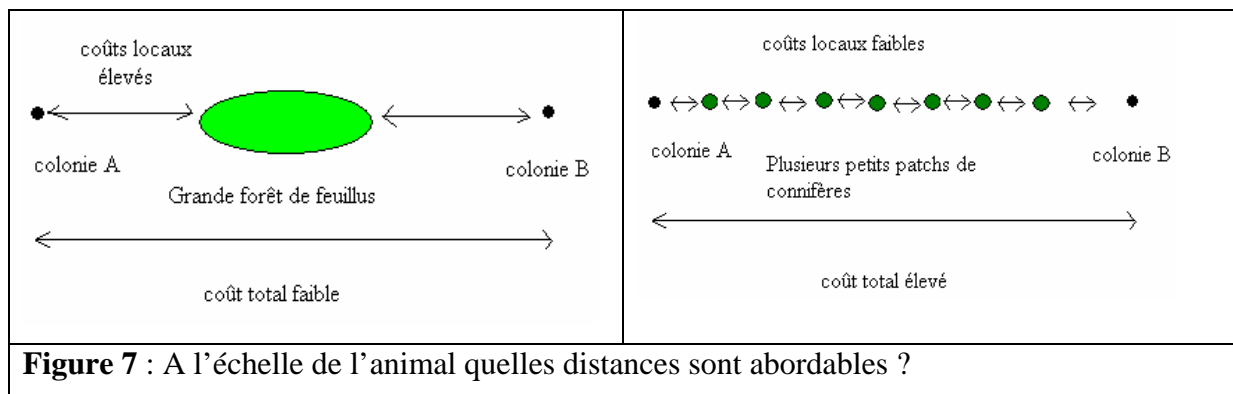
Il est également important de souligner que les études de terrain menées jusqu'à présent n'ont jamais permis de trouver de colonies dans le département du Finistère est celui-ci présente des densités faibles de haies à futaie. Selon les propres termes de Josso et collaborateurs « la répartition géographique des principaux types d'éléments bocagers bretons met en évidence un très net gradient d'ouest en est. Les talus nus et haies basses de l'extrême nord-ouest laissent place aux taillis dominants dans le centre Finistère, puis les futaies-taillis dans le centre ouest Bretagne et les futaies dans l'ensemble de la haute Bretagne. Cette opposition entre les haies de taillis à l'ouest et les haies de futaies à l'est recouvre la distribution des peuplements forestiers feuillus : les peuplements forestiers de taillis dominant dans le Finistère et la futaie feuillue est surtout présente en Ile-et-Vilaine. »

3.3 Perspectives

Les perspectives pour l'étude de l'impact de la structure de l'habitat sur la structure génétique des populations sont alors nombreuses.

Une analyse plus fine des cartes de l'occupation du sol et de celles des densités de haies ainsi qu'une réflexion sur le mode de fonctionnement de Pathmatrix pourrait éventuellement nous permettre d'aller au-delà dans la compréhension des processus étho-écologiques qui sous-tendent la dispersion chez le Petit rhinolophe.

Pathmatrix présente l'avantage de pouvoir calculer le coût total des chemins et d'indiquer le chemin globalement le moins coûteux. Or ce chemin est le moins coûteux d'une colonie à l'autre mais ne tient pas compte des difficultés à l'échelle locale que peut rencontrer l'animal. Fischer et Lindenmayer (2002) dans leur article sur la diversité chez les oiseaux posent la question de savoir ce qui est le plus intéressant en biologie de la conservation entre un grand patch de forêt et plusieurs petits patches. Ici on pourrait se poser la même question mais pour ce contexte précis. Il est possible qu'une grande étendue de forêt facilite le déplacement du Petit rhinolophe et que les chemins qui la traversent présentent des coûts totaux plus faibles mais si les espaces ouverts sont grands eux aussi, il serait peut être plus intéressant de suivre une série de patches peu éloignées les uns des autres et donc peu coûteuse à petite échelle même si la somme totale elle est plus coûteuse (fig. 7). A l'échelle de l'animal et dans l'immédiat, ce qui semble le plus important est que la distance de champ ouvert à traverser en une fois ne soit pas trop grande.



Il serait également intéressant d'analyser dans le détail la distribution des différents types de patches et les densités de haies qui existent entre eux (fig.8). Pour poursuivre l'étude commencée ici l'idée serait de réutiliser une approche « a priori » cette fois-ci en se servant des densités de haies pour pondérer les pixels avec des coûts de passage reflétant ces densités. Il n'a pas été possible de le faire dans la première approche car les cartes des densités de haies ne sont pas disponibles en version numérique pour l'instant. Mais l'approche sera réalisable

une fois que les cartes des densités de haies de Josso et collaborateurs auront été transformées en rasters au format SIG. Ce n'est que lorsque l'on aura exploré ces possibilités dans leur détail que des informations solides pourront être avancées quant à l'impact de la structure du paysage.

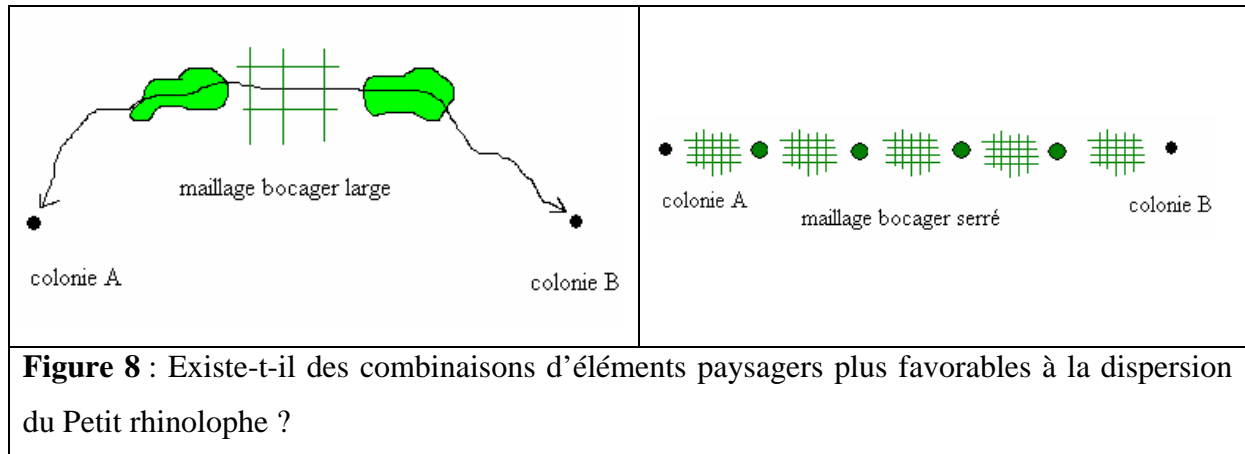


Figure 8 : Existe-t-il des combinaisons d'éléments paysagers plus favorables à la dispersion du Petit rhinolophe ?

Pour conclure, une fois que les préférundums paysagers du Petit rhinolophe auront été définis plus clairement il sera intéressant de voir si plusieurs espèces entrent en compétition pour l'utilisation de ces préférundums. Sur cet aspect les travaux d'Arlettaz et al. 1999 apportent déjà quelques éléments de réponse. Dans leurs études, ces auteurs ont souligné que le déclin des populations de Petit rhinolophe s'était accompagné d'une augmentation de celles de la Pipistrelle commune *Pipistrellus pipistrellus*. Ils ont constaté que les régimes alimentaires et les sites de chasse de ces deux chiroptères se chevauchaient en grande partie et que les Pipistrelles capturaient en moyenne un plus grand nombre de grosses proies que le Petit rhinolophe.

La compréhension du déclin de cette espèce comme celui de toute autre ne pourra aboutir à des propositions de gestion que lorsque les données sur sa dispersion, sur les éventuelles compétitions avec d'autres espèces et sur l'évolution des ressources alimentaires et des niches écologiques disponibles seront complétées. Il est de plus en plus nécessaire de comprendre en profondeur la biologie des espèces et leurs interactions avec le milieu qui les entoure que ce soit pour avancer dans le domaine fondamental qui s'interroge sur l'évolution des espèces ou que ce soit pour faire face aux complexes enjeux environnementaux de la conservation.

Bibliographie

- Arlettaz R., Godat S., Meyer H. 2000.** Competition for food by expanding pipistrelle bat populations (*Pipistrellus pipistrellus*) might contribute to the decline of lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*). *Biological conservation* **93**: 55-60
- Arnaud J.F. Madec L., Guiller A., Deunff J. 2003.** Population genetic structure in a human-disturbed environment : a case study in the land snail *Helix aspersa* (Gasteropoda: Pulmonata). *Heredity* **90**: 451-458
- Berthier K., Galan M., Foltête J.C. Cosson F. 2005.** Genetic structure of the cyclic fossorial water vole (*Arvicola terrestris*) : landscape and demographic influences. *Molecular Ecology* **14**: 2861-2871
- Bontadina F., Schofield H., Naef-Daenzer B. 2002.** Radio-tracking reveals that lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*) forage in woodland. *Journal of zoology of London* **258**: 281-290
- Broquet T., Ray N., Petit E., Fryxell M., Burel F. 2006a.** Genetic isolation by distance and landscape connectivity in the American marten (*Martes americana*) en forêt boréale exploitée. *Landscape genetics* sous presse
- Broquet T., Johnson C.A., Petit E., Thompson I., Burel F., Fryxell M., 2006b.** Dispersal and genetic structure in the American marten, *Martes americana*. *Molecular ecology* **15**: 1689-1697
- Burel F. et Baudry J., 1999.** Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications. TEC et DOC. Londres, Paris, New York 362pp
- Caizergues A., Ratti O., Helle. P., Rotelli L., Ellison L., Rasplus J.Y. 2003.** Population genetic structure of male black grouse (*Tetrao tetrix L.*) in fragmented vs. continuous landscapes. *Molecular ecology* **12**: 2297-2305
- Cosson E., Albalat F. Stoecklé T., Coiffard P. 2003.** Rôle des cabanons comme gîtes du Petit rhinolophe. *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon* **7** : 100-113
- Coulon A., Cosson J.F., Angibault J.M., Cargnelutti B., Galan M., Morellet N., Petit E., Aulagnier S. Hewinson A.J.M. 2004.** Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape : an individual-based approach. *Molecular Ecology* **13**: 2841-2850
- El Mousadik A., Petit R. J. 1996.** High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argen tree (*Argania spinosa* (L.) Skeels) endemic to Morocco. *Theoretical and Applied Genetics* **92** : 832-839.
- Falush C., Stephens M., Pritchard J.K., 2003.** Inference of population structure using multilocus genotype data: Linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* **164**: 1567-1587

- Fischer J., Lindenmayer D. 2002.** Small patches can be valuable for biodiversity conservation: two case studies on birds in southern Australia. *Biological conservation* **106**: 129-136
- Funk C., Blouin M., Corn P., Maxell B., Pilliod D., Amish S., Allendorf F. 2005.** Population structure of Columbia spotted frogs (*Rana luteiventris*) is strongly affected by the landscape. *Molecular Ecology* **14**: 483-496
- Garnier S., Alibert P., Audiot P., Prieur B., Rasplus J.Y. 2004.** Isolation by distance and sharp discontinuities in gene frequencies : implications for the phylogeography of an alpine insect species, *Carabus solieri*. *Molecular ecology* **13**: 1883-1897
- Goudet J. 1995.** Fstat (version 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity* **86**: 485-486
- Grunwald J.E., Schornich S., Wiegrebe L. 2004.** Classification of natural textures in echolocation. *PNAS* **101** (15): 5670-5674
- Guillot G., Estoup A., Mortier F., Cosson J.F. 2004** Modélisation géostatistique en génétique des populations. *Synthèse prix La Recherche*, 11 pp.
- Guillot G., Estoup A., Mortier F., Cosson J.F. 2005a.** A spatial statistical model for landscape genetics. *Genetics* **170**: 1261-1280
- Guillot G., Mortier, F., Estoup, A, 2005b.** Geneland : A program for landscape genetics. *Molecular Ecology Notes* **5**: 712-715
- Harmata V. 1989.** Various types of movements and migrations in *Rhinolophus hipposideros* (Bechst.). *European bat research* **621**
- Holzhaider J, Kriner E., Rudolph B.U., Zahn A. 2002.** Radio-tracking a Lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros*) in Bavaria: an experiment to locate roosts and foraging sites. *Myotis* **40**: 47-54
- Jones G. et Rayner J. 1989.** Foraging behavior and echolocation of wild horseshoe bats *Rhinolophus ferrumiquinum* and *R. hipposideros* (Chiroptera, Rhinolophidae). *Behavioral ecology and socio-biology* **25**: 183-191
- Josso L., Michel P., Pédrón M. 1997.** Les haies de Bretagne. *Trajectoires Bretagne* **23** : 4-13
- Kerth G., Mayer F., König B. 2000.** Mitochondrial DNA (mtDNA) reveals that female Bechstein's bat live in closed societies. *Molecular ecology* **9**: 793-800
- Kerth G., Petit E. 2005.** Colonization and dispersal in a social species, the Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*)
Molecular ecology **14**: 3943-3950
- Keyghobadi N., Roland J., Strobeck C. 2005.** Genetic differentiation and gene flow among populations of the alpine butterfly, *Parnassius smintheus*, vary with landscape connectivity. *Molecular Ecology* **14**: 1897-1909

- Kimura M., Weiss G. 1964.** The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics* **49**: 561-576
- Manel S., M. Schwartz, G. Luikart et P. Taberlet, 2003.** Landscape genetics : combining landscape ecology and population genetics. *Trends in ecology and evolution* **18 (4)**: 189-197
- Manni F., Guérard E., Heyer E. 2004.** Geographic patterns of (Genetic, Morphologic, Linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier's algorithm. *Human biology* **76 (2)**: 173-190
- Mathy G. 2004.** Application et développement de marqueurs microsatellites chez le Petit rhinolophe. Mémoire de Maîtrise. Université de Rennes 1, Rennes : 29p
- McAney C. et Fairley J.S., 1988.** Habitat preference and overnight and seasonal variation in the foraging activity of Lesser Horseshoe Bats. *Acta Theriologica* **33 (28)**: 393-402
- Motte G. et Libois R. 2002.** Conservation of the lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros* Bechstein, 1800) (Mammalia: Chiroptera) in Belgium. A case of study feeding habitat requirements. *Belgium Journal of Zoology* **132 (1)**: 47-52
- Natura 2000.** *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein, 1800) Le Petit rhinolophe. Mammifères 1303
- Neuweiler G. 1989.** Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends in Ecology and Evolution* **4**: 160-166.
- Neuweiler G. 1990.** Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats. *Physiology review* **70**: 615-641
- Norberg, U.M., Rayner, J.M.V. 1987.** Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): Wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B.* **316**: 335-427
- Petit E., Mayer F. 1999.** Male dispersal in the noctule bat (*Nyctalus noctula*): where are the limits? *Proceedings of the Royal Society of London* **266**: 1717-1722
- Poissant J., Knight T., Ferguson M. 2005.** Nonequilibrium conditions following landscape rearrangement: the relative contribution of past and current hydrological landscapes on the genetic structure of a stream-dwelling fish. *Molecular ecology* **14**: 1321-1331.
- Puechmaille S., Mathy G., Petit E. 2005.** Characterization of fourteen polymorphic microsatellite loci for the lesser horseshoe bat, *Rhinolophus hipposideros* (Rhinolophidae, Chiroptera). *Molecular Ecology Notes* **5**: 941-944
- Pritchard K., Stephens M., Donnelly P. 2000.** Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **115**: 945-959
- Ray N. 2005.** PATHMATRIX: a geographical information system tool to compute effective distances among samples. *Molecular Ecology* **5**: 177-180

- Reiter G. 2004.** The importance of woodland for *Rhinolophus hipposideros* (Chiroptera Rjinolophidae) in Austria. *Mammalia* 68 (4): 403-410
- Rhodes M.P.1995.** Wing morphology and flight behaviour of the golden-tipped Bat, *Phoniscus papuensis* (Dobson) (Chiroptera : Vespertilionidae). *Australian Journal of Zoology* 43, 657 - 663.
- Rivers N., Butlin R., Altringham J. 2005.** Genetic population structure of Natterer's bats explained by mating at swarming sites and philopatry. *Molecular ecology* 14: 4299-4312
- Roué S., Barataud M. 1999.** Habitats et activité de chasse des chiroptères menacés d'Europe. *Le Rhinolophe* 2 : 5-17.
- Rousset F. 1997.** Genetic differentiation and estimating gene flow from F-statistics under isolation by distance. *Genetics* 145: 1219-1228
- Rousset F. 2000.** Genetic differentiation between individuals. *Evolutionary biology* 13: 58-62
- Rossiter SJ, Jones G, Ransome RD, Barratt EM.2000.** Genetic variation and population structure in the endangered greater horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum*. *Molecular Ecology* 9 (8):1131-5.
- Rossiter S.J., Ransome R.D., Faulkes C.G., Le Comber S.C., Jones G. 2005.** Mate fidelity and intra-lineage polygyny in greater horseshoe bats. *Nature* 437 (7057):408-11.
- Sacks B., Brown S., Ernest H. 2004.** Population structure of California coyotes corresponds to habitat-specific breaks and illuminates species history. *Molecular ecology* 13: 1265-1275
- Schnitzler H.U., Moss C., Denzinger A. 2003.** From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *TRENDS in ecology and evolution* 18 (8) : 386-394
- Scholfield H. 1996.** The ecology and conservation biology of *Rhinolophus hipposideros*, the lesser horseshoe bat. PhD Tesis, University of Aberdeen. Chapter Six. Foraging behaviour and Landscape use in *Rhinolophus hipposideros*
- Scholfield H., Messenger J., Birks J., Jermyn D. 2003.** Foraging and roosting behaviour of Lesser horseshoe bats at the Ciliau, Radnor. *The Vincent Wildlife Trust* : 2-24
- Spear F., Peterson C., Matocq M., Storfer A. 2005.** Landscape genetics of the blotched tiger salamander (*Ambystoma tigrinum melanostictum*). *Molecular Ecology* 14: 2553-2564
- Stevens V., Verkenne C., Vandewoestijne S., Wesselingh R., Baguette M. 2006.** Gene flow and functional connectivity in the Natterjack toad. *Molecular ecology* 10
- Tibbels A., Kurta A. 2003.** Bat activity is low in thinned and unthinned stands of red pine. *Canadian Journal for Research* 33: 2436-2442
- Wilberg M.J., Dreher B.P. 2004.** GENECAP: a program for analysis of multilocus genotype data for non-invasive sampling and capture-recapture population estimation. *Molecular ecology Notes* 4: 783-785

Wright S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 16: 97-259

Annexe 1

Protocole d'extraction DNeasyStool Kit

Avant de commencer, faire chauffer l'étuve à 70°C.

Si le tampon ASL forme un précipité, le mettre à l'étuve à 70°C pour le dissoudre.

- Placer les crottes individuellement dans des tubes de 2 ml, ajouter 1.6ml de tampon ASL et écraser les crottes le plus finement possible à l'aide d'un cure-dent stérile.
- Vortexer 1 minute chaque échantillon (lyse et mise en solution de l'ADN)
- Ajouter une tablette d'INHIBITEX® dans chaque tube et vortexer pendant 1 minute (fixation des inhibiteurs de la PCR)
- Centrifuger les échantillons à 13200 rpm pendant 6 min (procéder par six échantillons à la fois car le culot se resuspend facilement)
- Préparer 25 µl de protéinase k dans des tubes de 2 ml
- Dès l'arrêt de la centrifugation, pipeter 600 µl de surnageant dans les tubes contenant la protéinase k
- Ajouter un volume de tampon AL (600 µl) (ne pas mettre le tampon AL à la protéinase k sinon cela ne sert à rien) et incubé 15 minutes à 70°C
- Ajouter un volume d'isopropanol glacé (600 µl) et mélanger les tubes pour homogénéiser la solution
- Numéroter des colonnes Qiamp
- Transférer par 600 µl les échantillons sur la colonne et centrifuger 1 min à 7200 rpm
- Répéter l'opération jusqu'à ce que toute la solution soit passée dans la colonne
- Ajouter 500 µl de tampon AW1 (1^{er} lavage) et centrifuger 1 min à 7200 rpm
- Ajouter 500 µl de tampon AW2 (2^{ème} lavage) et centrifuger 1 min à 7200 rpm
- Placer la colonne sur des tubes numérotés
- Eluer l'ADN dans 80 µl d'eau pure
- Incuber 5 minutes à température ambiante
- Centrifuger 1 minute à 7200 rpm

Annexe 2

Fst et significativité de la différenciation par paire de colonies

	La Haut Dibois	La Sageais	Les Flégés	La Ballue	Trémigon	Epiniac	Grande Motte	Les Nétumières	Languédias	Mané er Ven	Reignerai	Le Logis	La Vallée	La Ville Neuve Jacquelot	Saint Thuriel	La Vairerie	Castel	Pluherlin
La Haut Dibois	0.0000	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
La Sageais	0.0202	0.0000	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Les Flégés	0.0294	0.0451	0.0000	*	*	*	*	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
La Ballue	0.0400	0.0536	0.0171	0.0000	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Trémigon	0.0284	0.0559	0.0510	0.0510	0.0000	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Epiniac	0.0268	0.0484	0.0457	0.0546	0.0268	0.0000	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Grande Motte	0.0659	0.0540	0.0583	0.0543	0.0732	0.0924	0.0000	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Les Nétumières	0.0383	0.0704	0.0167	0.0510	0.0498	0.0477	0.0753	0.0000	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Languédias	0.0412	0.0577	0.0215	0.0371	0.0385	0.0377	0.0823	0.0593	0.0000	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Mané er Ven	0.0255	0.0270	0.0247	0.0127	0.0490	0.0386	0.0513	0.0434	0.0401	0.0000	*	*	*	*	*	*	*	*
Reignerai	0.0364	0.0514	0.0575	0.0372	0.0366	0.0610	0.0497	0.0540	0.0631	0.0205	0.0000	*	*	*	*	*	*	*
Le Logis	0.0611	0.0520	0.0420	0.0086	0.0863	0.0723	0.0712	0.0728	0.0616	0.0253	0.0682	0.0000	*	*	*	*	*	*
La Vallée	0.0532	0.0736	0.0403	0.0360	0.0464	0.0620	0.0930	0.0887	0.0178	0.0530	0.0646	0.0692	0.0000	*	*	*	*	*
La Ville Neuve Jacquelot	0.0586	0.0514	0.0826	0.0789	0.0715	0.0987	0.0951	0.0874	0.1056	0.0476	0.0538	0.1080	0.0933	0.0000	*	*	*	*
Saint Thuriel	0.0351	0.0542	0.0438	0.0432	0.0480	0.0202	0.0901	0.0564	0.0338	0.0363	0.0682	0.0389	0.0671	0.1073	0.0000	*	*	*
La Vairerie	0.0536	0.0604	0.0503	0.0346	0.0729	0.0821	0.0810	0.0869	0.0476	0.0277	0.0605	0.0447	0.0452	0.0563	0.0710	0.0000	*	*
Castel	0.0608	0.0704	0.0699	0.0734	0.0680	0.0594	0.1174	0.0679	0.0603	0.0672	0.0574	0.0851	0.0721	0.1002	0.0586	0.0779	0.0000	*
Pluherlin	0.0651	0.0885	0.0586	0.0433	0.0647	0.0507	0.1100	0.0792	0.0544	0.0444	0.0579	0.0759	0.0671	0.0834	0.0437	0.0618	0.0383	0.0000

Annexe 3: Méthode a priori appliqué aux haies

La méthode a priori a été appliquée à une carte synthétique des densités de haies à futaies qui sont celles dans lesquelles le Petit rhinolophe chasse en priorité car il se déplace à plus de 1m du sol.

La carte synthétisée a été faite à partir de trois cartes (AGRESTE Josso et collaborateurs) dont les densités en haies ont été transformées de la manière suivante :

L'indice de densité (i) est calculé de la manière suivante :

$$\text{Indice de densité (i)} = \text{Valeur moyenne} \times \text{Coefficient affecté (i)}$$

Carte des futaies :

Densité d'origine :	Valeur moyenne	Coefficient affecté	Indice de densité (1)
< 10m/ha	5	1	5
10 à 30m/ha	20	1	20
30 à 65m/ha	45	1	45
65m/ha et >	65	1	65

Carte des futaies avec taillis

Densité d'origine :	Valeur moyenne	Coefficient affecté	Indice de densité (2)
< 10m/ha	5	3/5	3
10 à 30m/ha	20	3/5	12
30 à 65m/ha	45	3/5	27
65m/ha et >	65	3/5	39

Carte des taillis avec futaies

Densité d'origine :	Valeur moyenne	Coefficient affecté	Indice de densité (3)
< 10m/ha	5	2/5	2
10 à 30m/ha	20	2/5	8
30 à 65m/ha	45	2/5	18
65m/ha et >	65	2/5	26

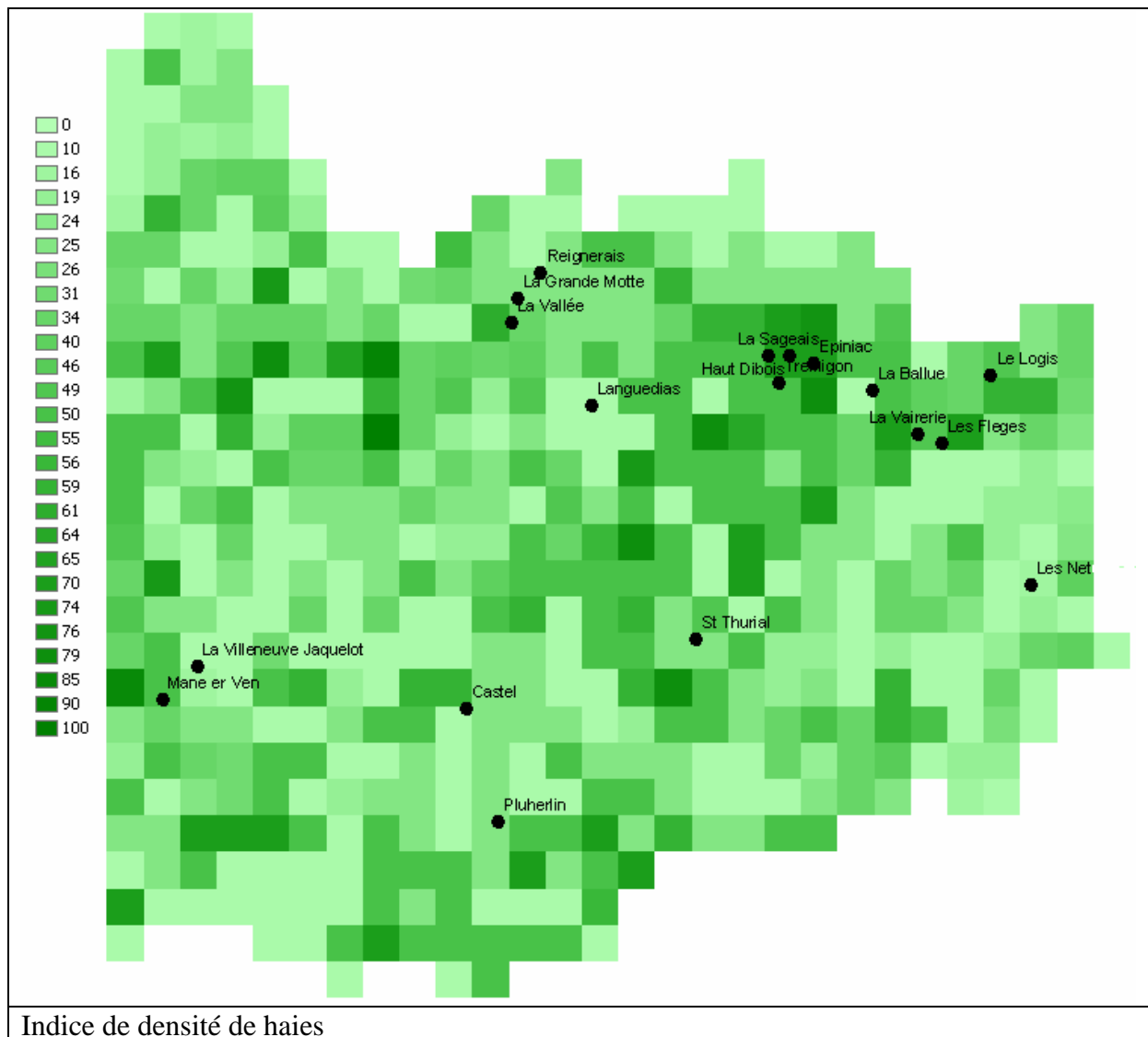
L'indice de densité pour un pixel a donc été calculé de la façon suivante :

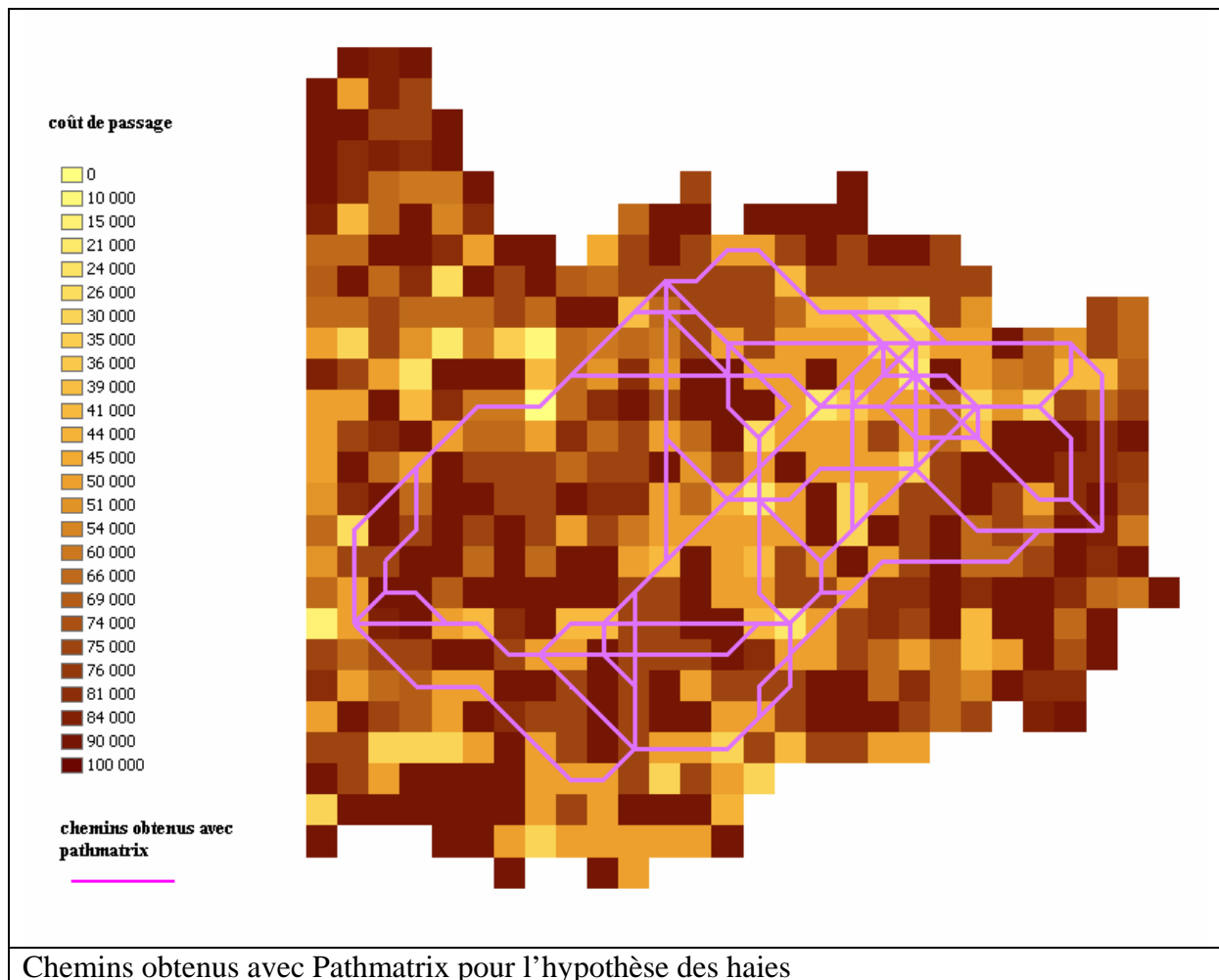
Indice du pixel = indice (1) + indice (2) + indice (3)

Le coût de passage quant à lui a été calculé :

Coût de passage = 1-indice du pixel

Les cartes obtenues sont les suivantes :





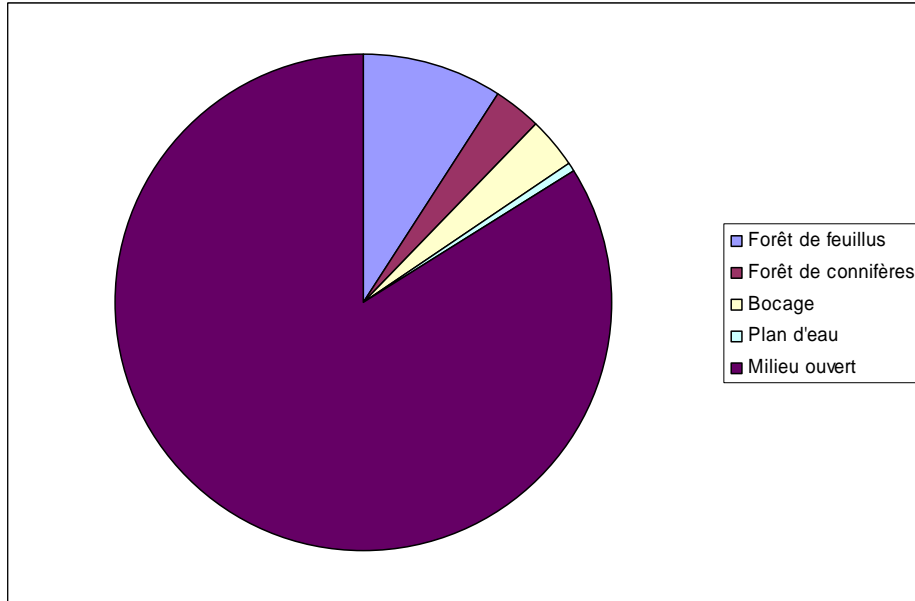
Les tests de Mantel ont fourni les résultats suivants

	% de variance expliquée par les distances	p obtenues pour les distances	% de variance expliquée par les résidus	p obtenues pour les résidus
IBD	6.07	0.001	-	-
Hypothèse 1	6.37	0.001	0.46	0.409
Hypothèse 2	6.43	0.005	0.60	0.360
Hypothèse 3	5.99	0.002	0	0.995
Hypothèse 4	6.17	0.001	0.11	0.689
Hypothèse 5	6.60	0.002	1.18	0.188
Hypothèse haies	6.42	0.001	0.48	0.41

Pourcentage de la variance génétique expliquée par chaque hypothèse et valeurs de p obtenus avec les tests de Mantel

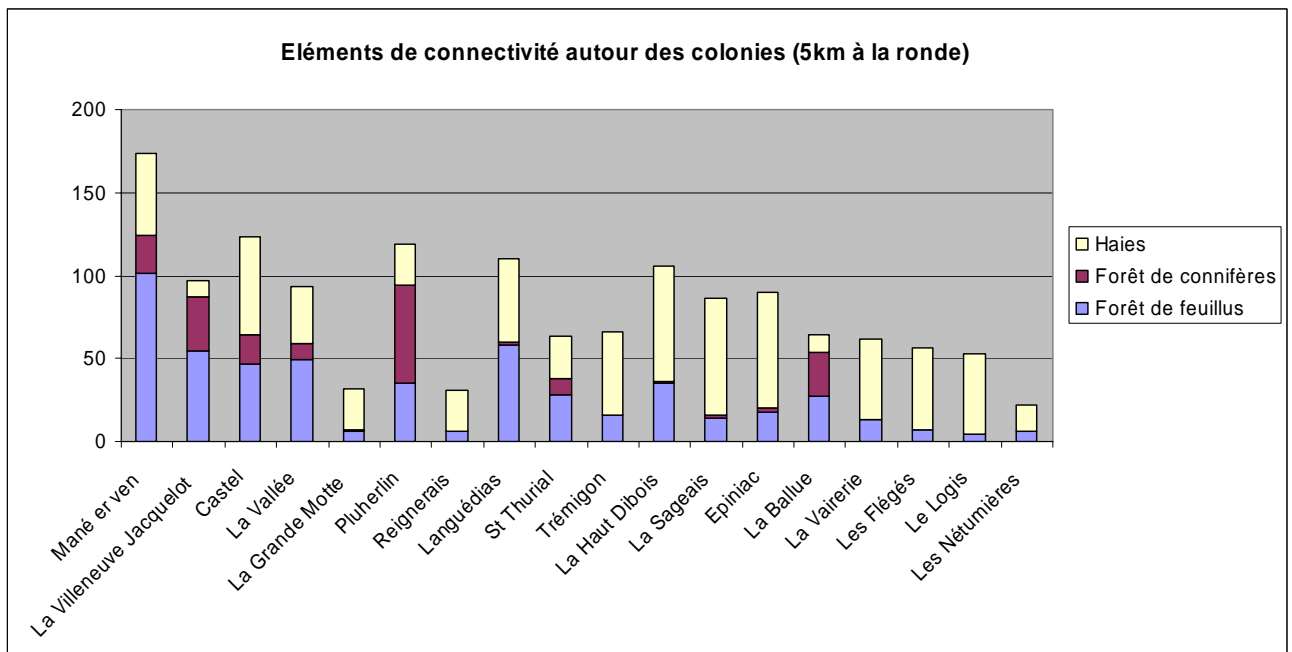
Annexe 4 : Analyse du paysage autour des gîtes

Pourcentage moyen de chaque type d'élément du paysage compris dans un rayon de 5km autour des gîtes

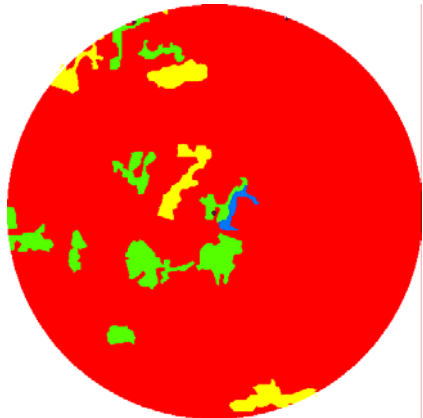


Toutes les colonies présentent au moins 100ha de forêt de feuillus dans ce rayon.
Les forêts de conifères comme c'était prévu d'après la bibliographie (Reiter 2004)

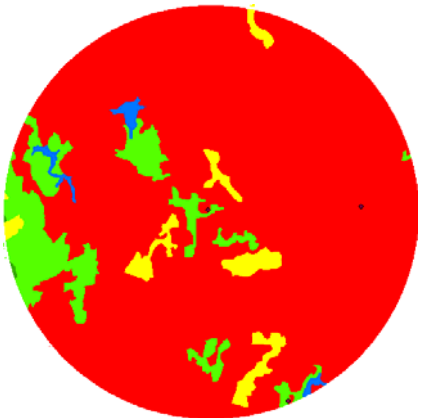
Variabilité forte du type de milieu autour des colonies :



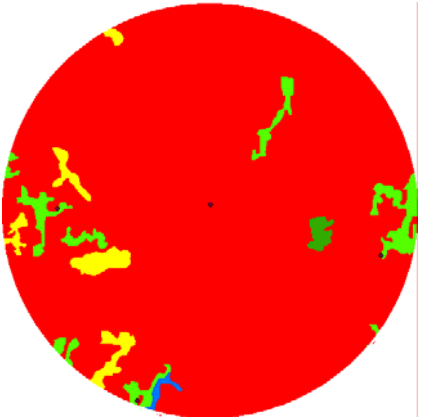
Cartes du paysage autour des gîtes (km):



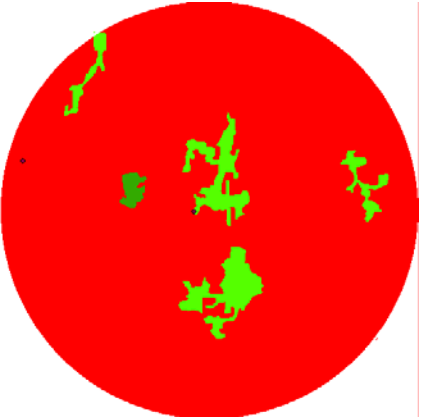
Trémigon



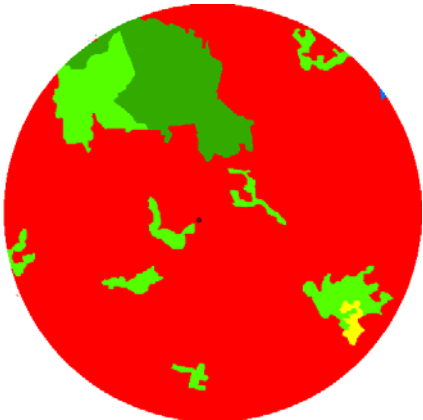
La Haut Dibois



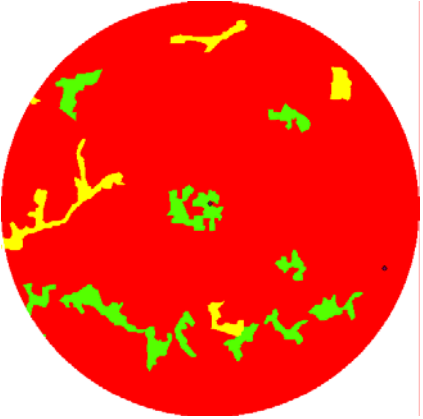
La Sageais



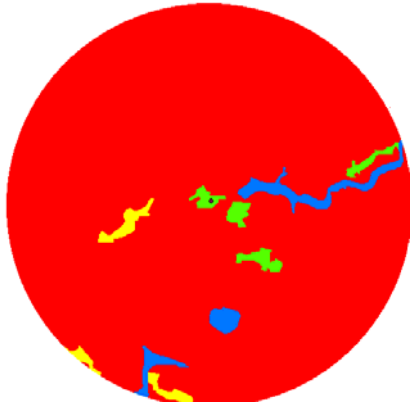
Epiniac



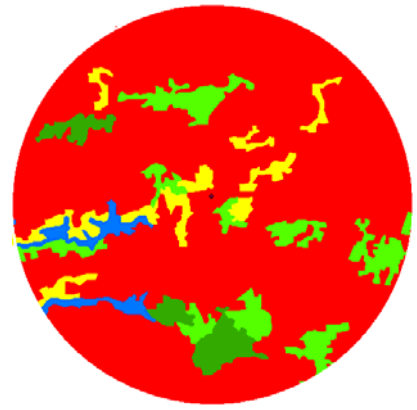
La Ballue



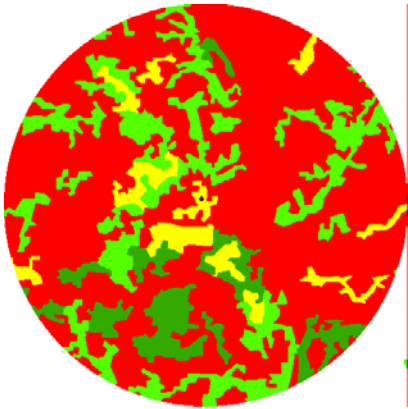
La Vairerie



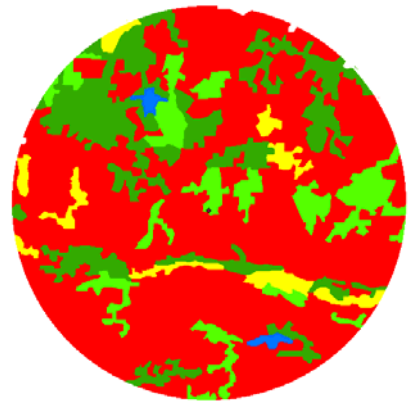
Les Nétumières



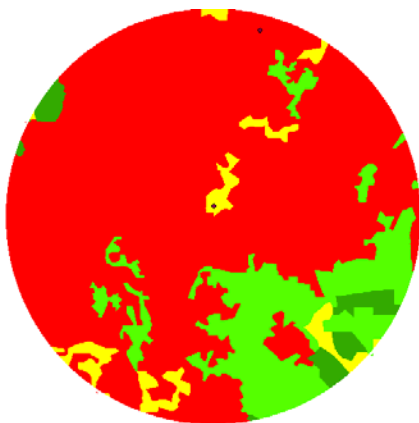
St Thurial



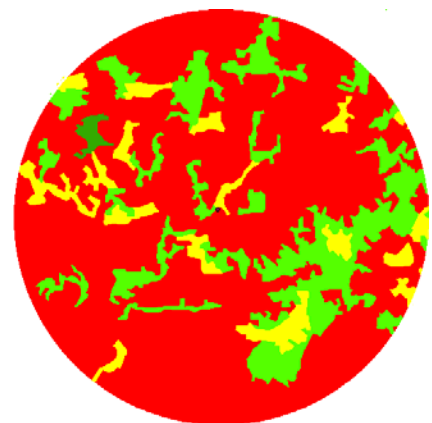
La Villeneuve Jacquelot



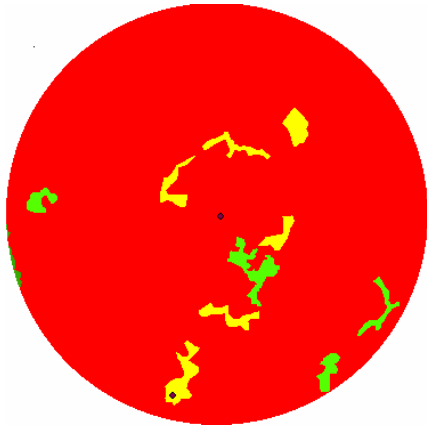
Pluherlin



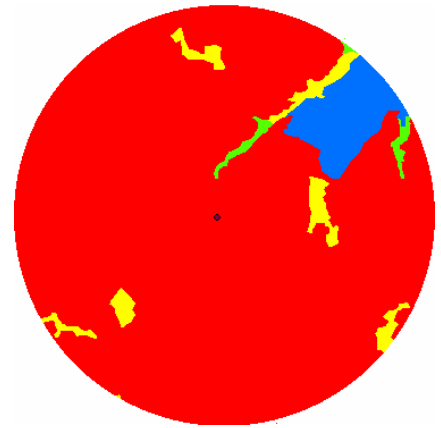
La Vallée



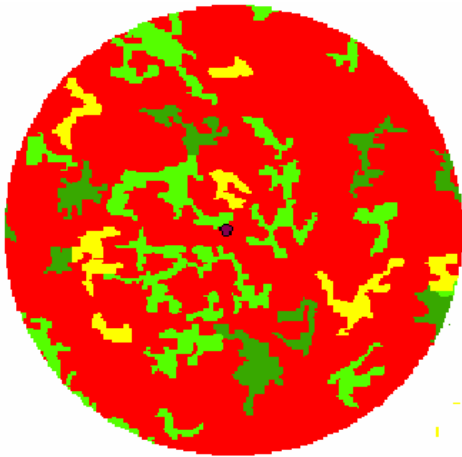
Languédias



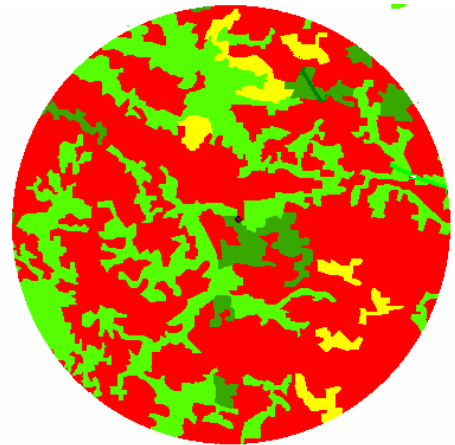
La Grande Motte



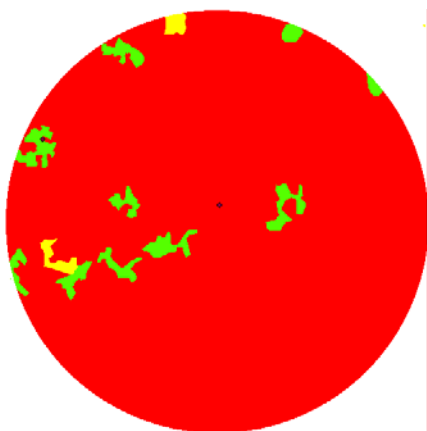
Reignerai



Castel



Mané er ven



Les Flégés



Le Logis

Chevauchement des aires de forte dispersion (5km autour des gîtes)

- milieu ouvert
- forêt de conifères
- bocage
- forêt de feuillus
- plan d'eau

